

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM

Természettudományi és Informatikai Kar

Környezettudományi Doktori Iskola

Ökológiai Tanszék

**A másodlagos élőhelyek szerepe a biodiverzitás
megőrzésében**

Doktori (PhD) értekezés

KISS PÉTER JÁNOS

Témavezető:

Dr. habil. Bátori Zoltán

egyetemi adjunktus

Szeged, 2020

Tartalomjegyzék

1.	Bevezetés	3
2.	Célkitűzések.....	7
3.	Irodalmi áttekintés	8
3.1.	Az alföldi erdőössztyepp elemei: löszgyepek és mocsárrétek.....	8
3.1.1.	Az alföldi erdőössztyepp átalakítása.....	10
3.1.2.	Az alföldek kiterjedt másodlagos élőhelyei: a folyók töltései	10
3.2.	Hegyvidéki karsztos területek biodiverzitása	12
3.2.1.	A töbrök, mint potenciális refúgiumok	13
3.2.2.	Az emberi tevékenység hatása a töbrök fajmegőrző képességére	15
4.	Anyag és módszer	16
4.1.	A Körös és Maros töltéseinek vizsgálata.....	16
4.1.1.	Kutatás helyszíne és mintavételezés	16
4.1.2.	Adatelemzés	18
4.2.	A töbrök növényzetének vizsgálata	22
4.2.1.	Kutatás helyszíne és mintavételezés I. (Az intenzív fakitermelés hatása a töbrök mikrorefúgium jellegére a Mecsek hegységben)	22
4.2.2.	Kutatás helyszíne és mintavételezés II. (Antropogén eredetű zavarások hatása a töbrök fajmegőrző képességére)	24
4.2.3.	Adatelemzés I. (Az intenzív fakitermelés hatása a töbrök mikrorefúgium jellegére a Mecsek hegységben).....	30
4.2.4.	Adatelemzés II. (Antropogén eredetű zavarások hatása a töbrök fajmegőrző képességére).....	31
5.	Eredmények	33
5.1.	A Körös és Maros töltésein kialakult másodlagos növényzet vizsgálata	33
5.2.	A töbrök növényzetének vizsgálata	40
5.2.1.	Eredmények I. (Az intenzív fakitermelés hatása a töbrök mikrorefúgium jellegére a Mecsek hegységben)	40
5.2.2.	Eredmények II. (Antropogén eredetű zavarások hatása a töbrök fajmegőrző képességére).....	43
6.	Eredmények megvitatása	54
6.1.	A Körös és Maros töltésein kialakult másodlagos növényzet vizsgálata	54
6.1.1.	Töltésoldalak szerepe a táj biológiai sokszínűségének megőrzésében	54
6.1.2.	Természetvédelmi szempontú javaslatok a töltésoldalak kezeléséhez	57

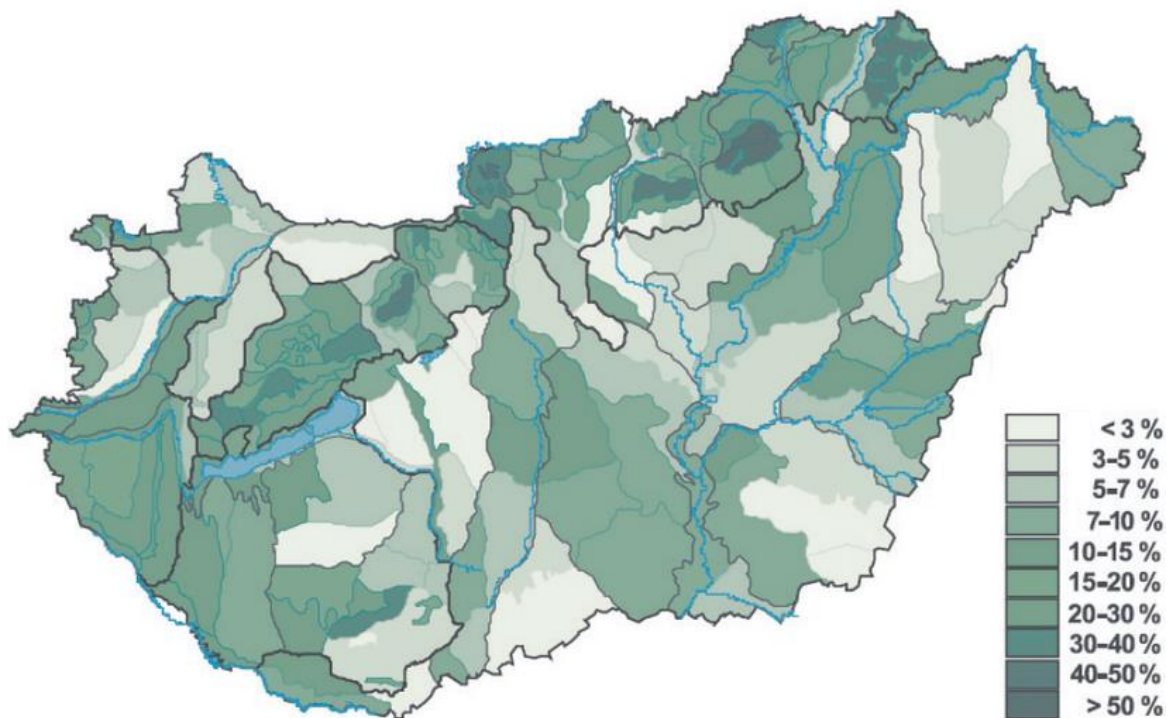
6.2. A természetközeli és másodlagos növényzetű töbrök fajmegőrző potenciáljának értékelése	58
7. Új tudományos eredmények összefoglalása	63
8. Köszönetnyilvánítás	64
9. Összefoglalás/Summary	65
10. Irodalomjegyzék.....	70

1. Bevezetés

A Föld biodiverzitása jelentős mértékben változik napjainkban (Pimm és mtsai. 1995; Sala és mtsai. 2000). A folyamat egy komplex válasz az ember által előidézett világméretű élőhely átalakításra, klímaváltozásra és környezetszennyezésre (Vitousek 1994; Tittensor és mtsai. 2014). Az ember élőhelyátalakító tevékenysége miatt a Föld jégtakarótól mentes szárazföldi ökoszisztémáinak körülbelül fele eltűnt és legelőként vagy agrárterületként funkcionál (Hautier és mtsai. 2015). Ez a folyamat tekinthető a biodiverzitás csökkenés egyik fő okának.

Egy természetes gyep szántóvá alakítása, az ott előforduló növényfajok és azokhoz szorosan kötődő állatfajok lokális kihalását idézheti elő, valamint a talajflórát és talajfaunát is jelentős mértékben átalakíthatja. Bár a biodiverzitás jövőbeli változásában meghatározó szerepe lesz az esőerdők és dél-amerikai mérsékeltövi erdők területének és állapotának változása (Sala és mtsai. 2000), nem ezek az egyedüli területek, ahol szükséges a természetes és természetközeli élővilág védelme az emberi eredetű behatásoktól. Az északi féltekén a természetes és természetközeli területek pusztulása és átalakítása Észak-Amerika keleti régiói és Kelet-Ázsia mellett Közép-Európában az egyik legjelentősebb. A folyamat az elmúlt 60–70 évben felgyorsult és napjainkban is tart. A folyamatos és intenzív tájatalakítás, a mezőgazdasági tevékenység okozta homogenizáció, a szennyezések (akár közvetlenül vagy közvetve gázok, folyadékok és/vagy egyéb anyagok formájában) és a hatalmas infrastruktúrális beruházások Közép-Európa biológiai sokszínűségének rohamos csökkenését okozzák (Bastian és Bernhardt 1993). A fennmaradó, és az ember által könnyen megközelíthető, természetközeli élőhelyek antropogén hatásoknak jelentősen kitettek, melyek folyamatos feldarabolódással, leromlással és zavarással veszélyeztetik őket (ld. Illyés és Bölöni 2007; Török és mtsai. 2010; Varga és mtsai. 2013; Bátori és mtsai. 2016).

E tendenciák érvényesülése Magyarországon is nyomon követhető. A Magyarország Élőhelyeinek Térképi Adatbázisát (MÉTA) alapul vevő, növényzet-alapú természeti tőke index (Czucz és mtsai. 2008) eredménye alapján Magyarország Természeti Tőke Indexe 9,9% volt 2008-ban. Ez azt jelenti, hogy 2008-ra az ország területét egykor borító természetes élőhelyek ökoszisztéma szolgáltatásainak több mint 90%-a mára már megsemmisült (legfőképp természetes élőhelyek átalakítása és pusztítása következtében) (**1. ábra**).



1. ábra: Magyarország növényzet-alapú természeti tőke indexe földrajzi kistájanként (link 1)

Országszerte a tájak uniformizálódása, a mozaikos tájelemek eltűnése tapasztalható, mely folyamatosan csökkenti a tájak ökológiai diverzitását. Az Európai Környezetvédelmi Ügynökség 2011-ben kiadott, a tájak fragmentáltságát vizsgáló elemzése alapján Magyarország 7–10 közötti fragmentációs egységgel rendelkezik, mely az európai középmezőnyre jellemző (a fragmentációs egység az ökológiai szempontból akadályt jelentő létesítmények száma 1000 km²-ként) [28/2015. (VI. 17.) OGY határozat <https://mkogy.jogtar.hu/jogszabaly?docid=A15H0028.OGY>].

A tendencia szemléltetéséhez a magyarországi löszgyepek és mocsárrétek helyzete jó példaként szolgálhat. A löszgyepek Magyarország-szerte elterjedt élőhelyek voltak a múltban. Legjelentősebb területvesztésük az elmúlt évszázadban zajlott le, területeik mezőgazdasági művelés alá történő bevonása következtében (Molnár és mtsai. 2012). A fennmaradó területeik mind a mai napig súlyos konfliktusokat okoznak az agrárium és a konzerváció biológusok között Közép- és Kelet-Európa-szerte (Deák és mtsai. 2016), mivel olyan talajokon találhatók (csernozjom, gesztenyebarna talaj, Hölzel és mtsai. 2002), melyek kiválóan alkalmasak mezőgazdasági művelésre (Zólyomi and Fekete 1994; Illyés és Bölöni 2007; Molnár és mtsai. 2012). Magyarországon kiterjedésük ma alig éri el a 25 000 hektárt (Magyarország teljes területének 0,27%-a) és a fennmaradt területek mindössze 10%-a

tekinthető természetes vagy természetközeli állapotúnak (Bölöni és mtsai. 2011). Természetközeli löszgyepekkel csak kis kiterjedésű és egymástól távol eső foltokban találkozhatunk (pl. útmezsgyéken, kurgánokon, szántóföldek mezsgyéin és vasutak mezsgyéin), s kiterjedésük továbbra is csökkenő tendenciát mutat (Illyés és Bölöni 2007).

A nem megfelelő kezelések, lecsapolások és folyószabályozások következtében (Maltby és Blackwell 2005; Varga és mtsai. 2013) a magyarországi mocsárrétek is jelentős területeket vesztek az elmúlt 200 év folyamán. Ezen élőhelyek védelme és helyreállítása kiemelt fontosságú, mivel átmenetet képeznek a vízi élőhelyek és a szárazföldi biotópok között, és mint ökológiai folyosók funkcionálnak a különböző régiók növény- és állatfajai számára (Varga és mtsai. 2013). A mocsárrétek összeköttetése, melyek többségében mára csak a folyók szűk árterében találhatóak kis területeken, nincs megfelelően biztosítva (Haslam 2008; Varga és mtsai. 2013), így az egyik legveszélyeztetettebb élőhelynek tekinthetők. A mocsárrétek veszélyeztetettségét tovább növeli, hogy bármely további változás az élőhely természetes vízkészletben, vagy a környező területek gazdálkodási gyakorlatában (területek megművelése, erdészeti kezelések) a talajszerkezet, a talajtápanyag-egyensúly és a talajnedvesség jelentős változását idézheti elő (Hobbs 1993; Priess és mtsai. 2001; Van Dessel és mtsai. 2009; Varga és mtsai. 2013).

Az emberi tevékenység szerepe nem csak az alföldi tájakat, hanem a természetközeli élőhelyekben gazdagabb hegyvidéki területeket is jelentősen érinti. Magyarországon kiemelt fontosságú élőhelymozaikokként tekinthetünk a karsztterületekre, s azok felszínformáira, a töbrökre. Ezen élőhelyek klímája, tápanyagtartalma és talajszerkezete jelentősen eltérhet a környező területektől (Bárány-Kevei 1999; Whiteman és mtsai. 2004), melynek következtében számos faj számára biztosíthatnak élő- és menedékhelyet (Bátori és mtsai. 2019; Bátori és mtsai. 2014; Breg Valjavec és mtsai. 2018). Számos európai karsztterületen azonban jelentősen átalakították ezeket a felszínformákat, melynek következtében élőviláguk is átalakult (Breg Valjavec és mtsai. 2018).

Egyre több tanulmány írja le, hogy egyes másodlagos élőhelyek is képesek lehetnek menedékhelyként funkcionálni a táj egyes flóra és fauna elemei számára (Bátori és mtsai. 2016), és így fontos szerepet játszhatnak a biodiverzitás megőrzésében az emberi tevékenységek által jelentősen átalakult tájak esetében is. Például a városfalak potenciális élőhelyként funkcionálhatnak páfrányok számára (Láníková és Lososová 2009), az autópályák csapadékvíz tározói a vízi élőlények számára nyújtanak alkalmas élőhelyet (Le Viol 2009), míg a kunhalmok a sztyeppi fajok számára lehetnek potenciálisan alkalmas

menedékhelyek (Deák és mtsai. 2016). Emellett a másodlagos élőhelyek (mint például gátak vagy útszegélyek) terjedési útvonalként is funkcionálhatnak mind a természetes, mind pedig az idegenhonos fajok számára (Gallé és mtsai. 1995; Corbit és mtsai. 1999; Bellamy és mtsai. 2000; Maheu-Giroux and de Blois 2007).

Doktori értekezésemben a különböző emberi hatások (zavarás, átalakítás) következtében kialakult másodlagos élőhelyek növényzetét vizsgálom, erősen átalakított alföldi agrártájban és természetközeli élőhelyek uralta karsztos hegyvidéki területeken.

2. Célkitűzések

A disszertációban a következő kérdésekre kerestem a választ:

- A Maros és a Körös töltésein kialakult másodlagos gyepek növényzeti szerkezete és diverzitási mintázatai mekkora hasonlóságot mutatnak a tájban megtalálható természetközeli löszgyepek és mocsárrétek növényzeti szerkezetével és diverzitásával?
- Hogyan változik a különböző mértékű antropogén zavarást elszenvedett töbrök fajmegőrző képessége és növényzeti struktúrája a környező tájban található természetközeli töbrökhöz viszonyítva?

3. Irodalmi áttekintés

3.1. Az alföldi erdőssztyepp elemei: löszgyepek és mocsárrétek

A magyar Alföld 52 000 km² kiterjedésű, mely országunk teljes területének körülbelül 56%-át teszi ki. Keletkezése a földtörténeti negyedidőszakra, azon belül is a pleisztocén korra tehető. Megjelenését a folyók és a szél formálta az évezredek alatt. A területen a csapadékmennyiség 450 és 600 milliméter között változik, míg a hőmérséklet 10–11 °C körül alakul sokéves átlagban (Országos Meteorológiai Szolgálat, link 2).

Az Alföld területének jelentős része az eurázsiai erdőssztyepp biom részének tekinthető (Soó 1960; Borhidi 1961; Zólyomi 1989; Zólyomi and Fekete 1994, Molnár és mtsai. 2012). Belső területei, melyek a legszárazabbak (pl. homok alapkőzeten), már az árvalányhajas (*Stipa-s*) sztyepp zóna karakterisztikáját mutatják. E területek az aszályos időszakban nem annyira szárazak, mint egy tipikus árvalányhajas sztyepp, ám száraz időszakainak hossza és a vízhiány jóval meghaladja az eurázsiai erdőssztyepppeken mért hasonló értékeket. Ennek következtében e területek tipizálása mind a mai napig fontos kérdésnek számít (Borhidi 1961; Kun 2001; Molnár és mtsai. 2012).

A magyarországi erdőssztyepp egyik legfőbb jellemzője annak mozaikossága (Molnár és mtsai. 2012). A Kelet-Európa egészre jellemző zonális elrendeződése a talajtípusoknak, a klímának és a vegetációnak itt teljesen felbomlik, és mozaikos táj veszi át a helyét (Kádár 1975; Varga 1992; Molnár és mtsai. 2012). Lösztáblák, homokdűnék, folyóvölgyek és ezek szegélyén és mélyedéseiben előbukkanó szikes területek színesítik a régiót (Molnár és mtsai. 2012). Az itt előforduló számos vegetációtípus (pl.: homoki sztyepprétek, nyílt homokpusztagyeppek, homoki borókás-nyárasok, szikes rétek, stb.) (vö. Bölöni és mtsai. 2011) közül vizsgálatunk tárgyát a löszgyepek és mocsárrétek képezték.

A magyarországi löszgyepek jellemzően löszön kialakult zárt szárazgyepek. Uralkodó fűfajai többek között a pusztai csenkesz (*Festuca rupicola*), az árva rozsnok (*Bromus inermis*), a karcsú fényperje (*Koeleria cristata*), a kunkorgó árvalányhaj (*Stipa capillata*), a kekenylevelű perje (*Poa angustifolia*) és a deres tarackbúza (*Elymus hispidus*). Kétszikűekben igen gazdag társulás. Jellemző kétszikű fajok pl. a ligeti és osztrák zsálya (*Salvia nemorosa*, *S. austriaca*), a magyar kutyatej (*Euphorbia glareosa*), a csuklyás ibolya (*Viola ambigua*), a kései pitypang (*Taraxacum serotinum*), a szennyos ínfű (*Ajuga laxmannii*), a hengeresfészű peremizs (*Inula germanica*), a közönséges borkóró (*Thalictrum minus*), a sarlós gamandor (*Teucrium chamaedrys*), a csattogó szamóca (*Fragaria viridis*) és a tavaszi hérics (*Adonis*

vernalis). Napjainkban az Alföldön löszhátságokba mélyedő völgyekben, szikes pusztákból kiemelkedő szegélyeken, földvárakon, kunhalmokon és löszpartok lankásabb lejtőin találkozhatunk velük (Deák és mtsai. 2016). Az érintetlen állományai zártak, többszintűek, és fajgazdagok. Magyarországi összkiterjedése mára mindössze 25 000 hektár. A Tiszai-Alföldön található meg legnagyobb kiterjedésben e vegetációtípus (11800 hektár), ám itt az állomány zöme erősen degradált és feldarabolódott (Bölöni és mtsai. 2011).

Alföldi mocsárrétjeink általában vízfolyások mentén, ártéri erdők irtásrétjein jelennek meg. Egyenletesen magas gyepet képező fű- és sásfajok alkotják a növényállomány felső szintjét [pl.: réti ecsetpázsit (*Alopecurus pratensis*), réti és sovány perje (*Poa pratensis*, *P. trivialis*), pántlikafű (*Phalaris arundinacea*), rókasás (*Carex vulpina*), éles sás (*Carex acuta*) és mocsári sás (*Carex acutiformis*)], amely a fél-egy méter magasságot is eléri. Tavasszal gyakran vízállásos, de nyárra általában kiszáradó élőhelyek, melyek a vegetációs időszak jelentős részében üdék-nedvesek. Fajösszetétele a terület vízellátottságával erősen változhat, de így is előfordulnak az élőhelyet jól indikáló, arra jellemző fajok, mint a réti boglárka (*Ranunculus repens*), a pénzlevelű lizinka (*Lysimachia numullaria*) vagy a réti peremizs (*Inula britannica*). További jellemző fajai pl. a réti kakukkszegfű (*Lychnis flos-cuculi*), a fekete nadálytő (*Symphytum officinale*), a mocsári tisztesfű (*Stachys palustris*), a mocsári galaj (*Galium palustre*), közönséges lizinka (*Lysimachia vulgaris*) és a mocsári nőszirm (*Iris pseudacorus*). Az egyik legkiterjedtebb gyeptípus, mely 72 000 hektáros összterületet foglal el hazánkban. Legelterjedtebb élőhelynek a Tiszai-Alföldön számít, ahol kiterjedése eléri a 39 000 hektárt. Bár jó regenerációs képességekkel rendelkeznek, fennmaradásukhoz a terület természetes vízdinamikájának érintetlensége, rendszeres kaszálás és a területet veszélyeztető hazánkban agresszíven terjedő inváziós fajok [pl.: gyalogakác (*Amorpha fruticosa*)] irtása szükséges (Bölöni és mtsai. ÁNÉR 2011).

3.1.1. Az alföldi erdőssztyepp átalakítása

Az első részletes vegetációs térkép, mely az alföldi erdőssztyepp növényzetét részletekbe menően vizsgálta, a 18. század végén készült el (Molnár és mtsai. 2012). A térkép még a folyószabályozások, és nagyobb erdősírtési programok előtt készült (Tóth 1997; Molnár és mtsai. 2012). A térképezés alapján megállapítható, hogy az alföldi erdőssztyepp jelentős része markánsan átalakult már a 18. század előtt. Ez idő tájt jelentős méretű területeket foglaltak el a homoki sztyepprétek és a löszgyepek, melyeket legeltetésre használtak (egy részük feltörése már ezen időszakban megindult) (Molnár és mtsai. 2012), és kiterjedt mocsárterek fordultak elő a nagyobb alföldi folyók mentén.

Az ezt következő évszázadokban jelentős mértékben felerősödött az antropogén eredetű tájatalakítás világszerte (Bastian és Bernhardt 1993), mely az alföldi élőhelyeket sem kerülte el. Mára ezen élőhelyek helyén szántóföldeket, legelőket, az urbanizáció következtében kialakult településeket és telepített erdőket találunk (Kiss és Horváth 2017). Az alföldi területek mocsárrétjeire a 19. században elindult folyószabályozások és lecsapolások drasztikus hatással voltak, melynek következtében a nagyobb folyók menti mocsárvilág szinte teljesen eltűnt (Maltby és Blackwell 2005; Timmermann et al. 2006; Varga és mtsai. 2013). Az alföldi löszgyepek drámai csökkenését a 20. századra tehetjük, a megjelenő mezőgazdasági kollektivizálás és nagyüzemi termelés kiterjedésének következtében (Baessler és Klotz 2006; Feranec és mtsai. 2007). E gazdálkodási forma a gyepes élőhelyek jelentős részét (köztük a löszgyepek többségét is) megsemmisítette vagy teljesen átalakította Közép- és Kelet-Európa szerte (Kamp és mtsai. 2011; Sudnik-Wójcikowska és mtsai. 2011).

3.1.2. Az alföldek kiterjedt másodlagos élőhelyei: a folyók töltései

Annak ellenére, hogy a töltéseknek egyes országokban jelentős a kiterjedésük (pl.: Hollandia 1008 km, Magyarország 4200 km), nem a legintenzívebben kutatott másodlagos élőhelyeknek számítanak. A mezőgazdasági műveléssel szembeni védettségük miatt fontos másodlagos élőhelyek lehetnek a táj biológiai sokszínűségének megőrzésében. Ennek jelentőségét egyes esetekben a helyi lakosság is felismerte (lásd Liebrand és Sykora 1996; Felkai 2006).

Hollandiában pl. 1975-től jelentős kutatások indultak (helyi lakosság közbenjárásának köszönhetően is) annak érdekében, hogy helyreállítsák a töltések természetközeli növényzetét, mivel az 1957-ben elkezdett töltésfelújítási munkálatok azok jelentős részét elpusztították.

1996-ra a holland gátrendszer mindössze 7%-án maradt fajgazdag természetközeli gyepek. Három éves rekonstrukciós munkálat segítségével sikerült az egyes felújított gátszakaszokra a múltbeli állapotukhoz hasonló növényzetet kialakítani. Bár az értékes fajok újra megjelentek a töltésoldalakon, ám a megfelelő állapot fenntartásához jelentős anyagi és emberi erőforrás befektetésére volt szükség (Liebrand és Sykora 1996).

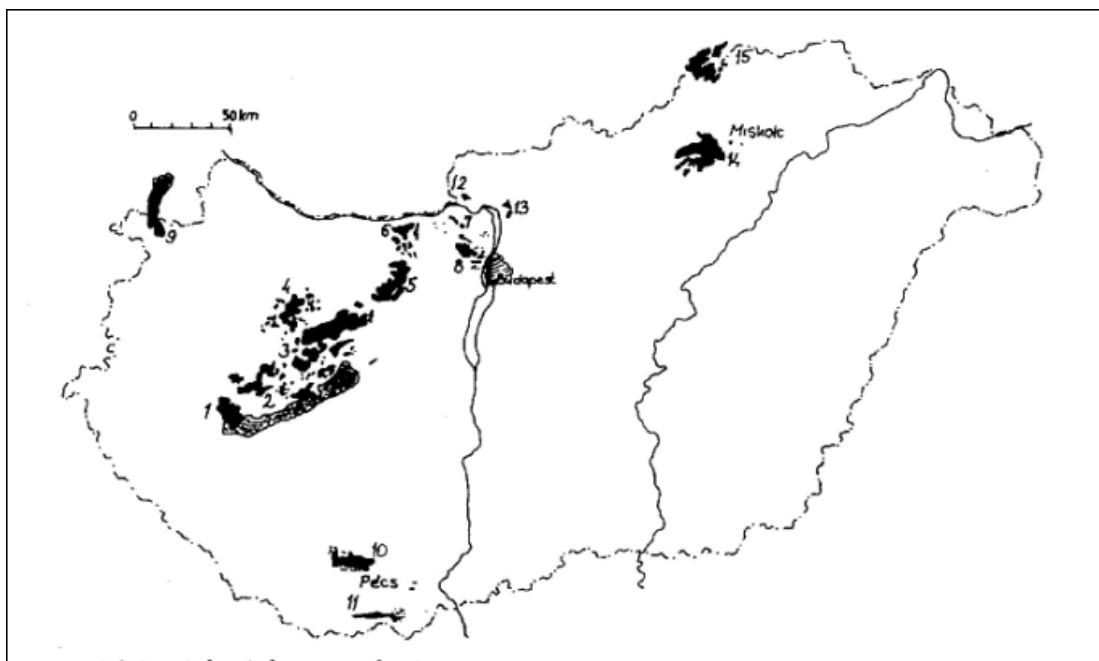
Hazánk töltéseinek növényzetéről 2016-ban és 2017-ben készült két tanulmány, melyek a töltések szerepét vizsgálták a biológiai sokféleség megőrzésében (Bátori és mtsai. 2016; Kiss és Horváth 2017). E vizsgálatok elsősorban a Maros folyó töltésoldalainak növényzetére fókuszáltak. Bátori és mtsai. (2016) a tájszerkezet változásának feltérképezése mellett a Maros folyót övező tájban fellelhető természetközli élőhelyek és a Maros folyó töltésoldalainak növényzetét is összehasonlították. Kimutatták, hogy e töltésoldalak közül kettőnek a növényzete a tájban előforduló természetközeli élőhelyekhez (mocsárrétekhez és löszgyepekhez) igen hasonló növényzeti szerkezetet mutat, valamint a töltésoldalakon magas a fajszám és a rajtuk megjelenő ritka és védett fajok száma is viszonylag magas. Eredményeikből arra következtettek, hogy ezen élőhelyek fontos szerepet játszhatnak a táj biológiai sokszínűségének megőrzésében. Emellett igazolták azt is, hogy az egyes töltésoldalak eltérő abiotikus paraméterekkel rendelkeznek kitettségüknek és a folyóhoz viszonyított elhelyezkedésüknek köszönhetően, így sajátos mikroélőhelyekként jelenhetnek meg a tájban (Bátori és mtsai. 2016).

A 2017-ben megjelent tanulmány (Kiss és Horváth 2017) a folyó töltésoldalainak természetességét és azok abiotikus paramétereinek sajátosságait vizsgálta indikátorértékek segítségével. A vizsgálat kimutatta, hogy az egyes töltésoldalakon kialakult növényzet eltérő abiotikus paramétereket indikál a különböző töltésoldalakon. Rávilágított arra is, hogy a bal oldali töltés belső töltésoldala és a jobb oldali töltés külső töltésoldala számos értékes növényfajt is megőrzött (Kiss és Horváth 2017), mindamelllett, hogy struktúrájukban nagyon hasonlítanak a tájban fellelhető értékes természetközeli élőhelyekhez.

3.2. Hegyvidéki karsztos területek biodiverzitása

Karsztos területek borítják a Föld szárazföldjeinek közel 20%-át (White és mtsai. 1995), s Magyarországon is kiterjedt karsztterületek fordulnak elő. Számos tanulmány kimutatta, hogy Európában e területek jelentős szerepet játszottak mind a hidegebb és melegebb klímához adaptálódott fajok (pl. reliktum fajok) megőrzésében, olyan régiókban, melyek adott klimatikus időszakban kívül estek a faj fő elterjedési területein (Reisch és mtsai. 2008; Erdős és mtsai. 2011; Redžić és mtsai. 2011; Kováč és mtsai. 2016).

Magyarország legnagyobb egybefüggő karsztvidéke a Dunántúli-középhegységben található. Ehhez kapcsolódik a pesti oldalon a Cserhát részét képező Naszály és környékének mészkőröge is. Emellett nagyobb karsztos területeket találhatunk még a Bükk hegységben, a Gömör-Tornai-karszt részét képező Aggteleki-karszton, a Mecsekben, és a Villányi-hegységben is (2. ábra).



2. ábra: Magyarország karsztos területei (link 3)

A karsztos területek karbonátos kőzetek által domináltak, melyek közül a legjellemzőbbek a mészkő és a dolomit. A mészkő főként kalcium-karbonátból áll (CaCO_3), melynek oldhatósága nagymértékben megnövekszik savas pH-jú vízben. A természetben a legjellemzőbb savasodást okozó vegyület a szénsav, mely a levegő szén-dioxidjából (CO_2) keletkezik (White és mtsai. 1995).

3.2.1. A töbrök, mint potenciális refúgiumok

A karsztos területek a víz közetoldó tevékenysége következtében változatos topográfiával rendelkeznek, ezért mikroélőhelyekben igen gazdagok (pl.: barlangok, töbrök, víznyelők és uvalák). A töbrök (vagy dolinák), melyek e területek jellegzetes felszínformái, olyan lefolyástalan zárt mélyedések, melyek vízelszívárgás során alakulnak ki és fejlődnek (Veress 2004). A karsztos felszínek e zárt mélyedései morfológiájuk következtében sok olyan egyedi tulajdonsággal rendelkeznek, melyek kulcsszerepet játszhatnak a természetvédelmi szempontból értékes és veszélyeztetett fajok megőrzésében (Horvat 1953; Dobrowski 2010; Bátori és mtsai. 2017), s menedékhelyként szolgálhatnak számukra.

Azokat a területeket, melyek a regionális környezet (pl. makroklíma) megváltozása mellett hosszabb távon (legalább néhány 1000 év) is képesek az eredetihez hasonló tulajdonságaik (pl. klímatis sajátságok) megőrzésére, refúgiumoknak nevezzük (Ashcroft 2010; Stewart és mtsai. 2010; Keppel és mtsai. 2012, Bátori és mtsai. 2017). E kifejeést legelőször azon nagy kiterjedésű területekre használták, melyek képesek voltak számos növény- és állatfaj túlélését biztosítani a legutóbbi glaciális időszakban (Dahl 1946). Mára a kifejezés tágabb értelmezést kapott, és minden olyan menedékhelyre használatossá vált, melyek a jelenlegi vagy jövőbeli klímaváltozások mellett is képesek lehetnek eredeti tulajdonságaik megőrzésére (Keppel és mtsai. 2012). A refúgium kifejezés mellett a „mikrorefúgium” kifejezéssel is egyre gyakrabban találkozhatunk a tudományos szakirodalomban (lásd Dobrowski 2010, Keppel és mtsai. 2015, Bátori és mtsai. 2017, Hylander és mtsai. 2015). A mikrorefúgium olyan kis kiterjedésű élőhelyekre utal, amelyek az adott régióra jellemző éghajlattól jelentősen eltérő környezeti viszonyok kialakítására és fenntartására képesek, ezzel segítve egyes növény- és állatfajok populációinak helybeni fennmaradását (Rull 2009, Gentili és mtsai. 2015). Szemléletes példa e jelenségre az északi sárkányfű (*Dracocephalum ruyschiana*) magyarországi populációja, mely a hideg, dél-szibériai sztyepek lakója, de jégkorszaki maradványfajként fennmaradt a Bükk-hegység egyik töbrének oldalán is. Ezért ez a töbör mikrorefúgiumnak tekinthető a faj számára.

A töbrök mikrometeorológia tulajdonságainak megértése elengedhetetlen refúgium és potenciális refúgium szerepük megértéséhez. Mivel a hideg levegő nagyobb sűrűségű (és ezáltal nagyobb tömegű) mint a meleg levegő, így olyan mélyedésekben, mint a töbrök a hidegebb légtömegek összegyűlhetnek, és tartósabb ideig megmaradhatnak (Bátori 2012). A folyamat markáns hőmérsékleti különbségeket alakíthat ki a töbrök felső részei és alja [100 métert lefelé haladva a töbörben akár 6 °C (Polli 1961,1984)] között, illetve a töbrök és a

környező területek között. Több kutatás kimutatta e jelenséget a kasztos területeken, pl. a Trieszti-karszt (Polli 1961, 1984), a Bükk (Futó 1962; Wagner 1963), a Mecsek (Bátori és mtsai. 2011) és ausztriai hegyvidékek töbrei esetén (Whiteman és mtsai. 2004). A jelenséget klímainverzióként definiálja a szakirodalom, mely bármely töbörben általánosan megfigyelhető (Futó 1962; Wagner 1963; Whiteman és mtsai. 2004; Bátori és mtsai. 2011). Egy töbörben detektálható klímainverzió mértékére jelentős hatással bír a töbör morfológiája. Egy kevésbé mély, de meredek falú töbörben jelentősebb lehűlést tapasztalhatunk éjszaka, mint egy mélyebb, de enyhe lejtőjű töbörben (Whiteman és mtsai. 2004; Bátori 2012). Egyéb tényezők is jelentős szerepet játszhatnak a töbrök mikroklímájának kialakításában. Ilyenek lehetnek például az emberi eredetű zavarás, a tengerszint feletti magasság, a vegetáció típusa vagy a terület makroklímája. E tényezők közül kiemelhető a növényzeti borítás, mivel egy erdővel fedett töbör jóval egyenletesebb mikroklímát képes fenntartani, mint egy fátlan gyepes töbör (vö.: Bacsó és Zólyomi 1934, Lehmann 1970). Ezen túl a napi hőingadozás és a relatív páratartalom változása is markánsabb a fátlan töbrökben az erdős töbrökhöz viszonyítva (vö.: Lehmann 1970). A töböroldalak kitettsége is meghatározó szerepet játszik a töbrökben található magas mikroélelőhely-diverzitás kialakításában (Bátori és mtsai. 2019). A töbrök alján és északi oldalain a környező területektől eltérő hidegebb és nedvesebb, míg déli kitettségű oldalain melegebb és szárazabb mikroélelőhelyek jönnek létre.

Korábbi tanulmányok kimutatták, hogy a töbrök által kialakított különleges abiotikus paraméterek jelentős hatással bírhatnak egyes taxonok megjelenésére és fennmaradására. Európában a töbrök fontos szerepet játszanak a hűvös klímához adaptálódott fajok (gyakran reliktum fajok) megőrzésében. Elsősorban olyan régiókban hangsúlyos e szerep, ahol a jelenlegi makroklíma nem teszi lehetővé e fajok előfordulását (Reisch és mtsai. 2008; Erdős és mtsai. 2011; Redžić és mtsai. 2011; Kováč és mtsai. 2016). Például az Aggteleki-karszt töbreinek északi kitettségű oldalán és alján a hűvösebb mikroklíma és nagyobb talajnedvesség megfelelő életfeltételeket biztosít számos hűvösebb klímához adaptálódott szárazföldi csiga (Mollusca) és ászkarák (Isopoda) faj számára (Vilisics és mtsai. 2011; Kemencei és mtsai. 2014). Feltételezhető, hogy a töbröknek elengedhetetlen szerepe lesz a jövőben számos faj helybeni, *in situ* megőrzésében az ember által indukált globális klímaváltozás során, s mint mikrorefúgiumok funkcionálhatnak számos faj számára (Bátori és mtsai. 2019).

3.2.2. Az emberi tevékenység hatása a töbrök fajmegőrző képességére

Annak ellenére, hogy az antropogén eredetű zavarások jelentős hatással lehetnek egy élőhely növényzeti szerkezetére, fajösszetételére és élőhely diverzitására (Mishra és mtsai. 2004; Serra-Diaz és mtsai. 2015), a refúgiumok kapcsán e hatások vizsgálatával csak nagyon kevés tanulmány foglalkozik.

Egy terület növényzeti szerkezetének megváltozása jelentős hatással lehet az élőhelyek különböző abiotikus paramétereire, mint pl. az albedóra, a levegő hőmérsékletére, a légáramlási mintázatokra, a talajnedvességre, vagy a talaj tápanyagtartalmára (Saikh és mtsai. 1998; Guariguata and Ostertag 2001; Berbet and Costa 2003; Greiser és mtsai. 2018; Stančič és Repe 2018). E paraméterek módosulása lokális kihalásokat idézhet elő (Gibb és mtsai. 2018), valamint olyan élőhelyi jelleget alakíthatnak ki, mely kedvez a gyors növekedésű zavarástűrő növények terjedésének (Somodi és mtsai. 2008). A zavarás hatásának mértéke jelentősen változhat annak függvényében, hogy az élőhely növényzete milyen gyorsan tud az adott zavarási rezsim után helyreállni, és a korábban is jelenlévő fajok mennyire sikeresen tudnak a forrásokért versengeni a zavarás hatására betelepülő új fajokkal (Serra-Diaz és mtsai. 2015).

A töbrök és azok egyedülálló élővilága különösen érzékenyek az antropogén eredetű zavarásokra (De Waele 2009; Breg Valjavec és mtsai. 2018a; Jian és mtsai. 2018). Például a krétai töbrök, melyek ritka, bennszülött fajai kiemelkedő természetvédelmi értéket képviselnek, veszélyeztetettek az infrastrukturális fejlesztések, a túllegeltetés és a birkák által előidézett jelentős tápanyag felhalmozódás miatt (Egli 1991; Brullo and Giusso del Galdo 2001; Iatroú and Fournaraki 2006). Dél-Európa egyéb részein is jelentős antropogén hatások érik e karsztos felszínformákat. Egyes töbröket szeméttlerakóként használnak és kommunális hulladékkal vagy építkezési törmelékkel töltenek fel (Parise and Pascali 2003; Breg Valjavec 2014; Breg Valjavec és mtsai. 2018b), míg másokat mezőgazdasági vagy kertészeti célra alakítanak át (Kovačič and Ravbar 2013). E behatások jelentősen csökkenthetik, vagy teljesen meg is szüntethetik a töbrök fajmegőrző képességét.

4. Anyag és módszer

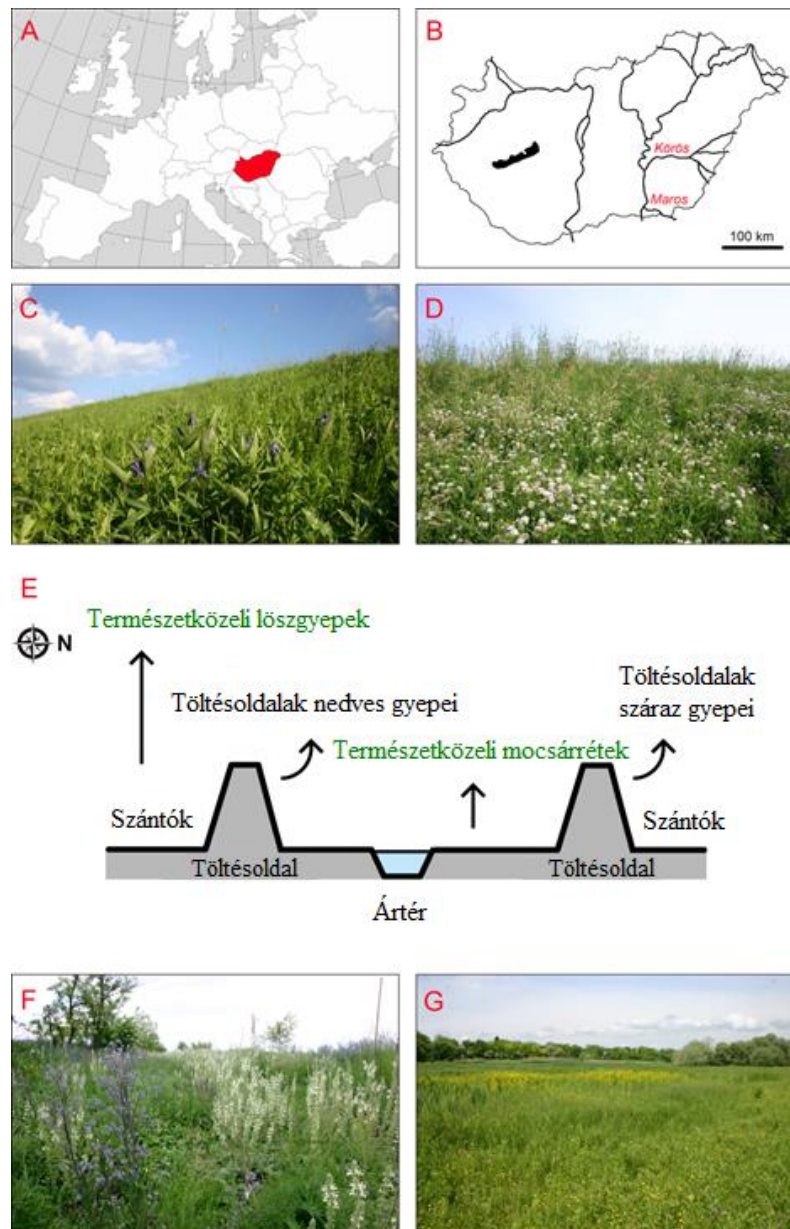
4.1. A Körös és Maros töltéseinek vizsgálata

4.1.1. Kutatás helyszíne és mintavételezés

Kutatásunkat a Tiszántúlon, a Körös és a Maros folyó mentén található természetközeli és másodlagos élőhelyeken végeztük (**3. ábra**). A terület klímáját tekintve mérsékelt meleg és száraz. Az évi átlaghőmérséklet 10,2–10,6 °C között változik, míg az éves csapadékmennyiség 500–550 milliméter. A fő talajtípusok, melyek a vizsgált élőhelyeken nagy gyakorisággal előfordulnak a csernozjom és az öntés- és réti talajok (Dövényi 2010).

A terület löszgyepjei általában pusztai csenkesz (*Festuca rupicola*) által domináltak, mely mellett nagy számban fordulhatnak elő még egyéb fűfajok, mint a taréjos búzafű (*Agropyron cristatum*), az árva rozsnok (*Bromus inermis*), a deres tarackbúza (*Elymus hispidus*) vagy a kunkorgó árvalányhaj (*Stipa capillata*) (**3. ábra**). A kétszikűek is nagy borítással fordulnak elő ezen élőhelytípuson [pl.: csattogó szamóca (*Fragaria viridis*), tejoltó galaj (*Galium verum*), hengeresfészű peremizs (*Inula germanica*), ligeti zsálya (*Salvia nemorosa*), közönséges borkóró (*Thalictrum minus*)] (Bölöni és mtsai. 2011). Ez a növényzeti típus jelentős természetvédelmi értékkel bír az élőhely magas fajdiverzitása és veszélyeztetettsége következtében. Természetvédelmi értéküket tovább növeli, hogy számos védett és különösen veszélyeztetett faj számára is élőhelyet biztosítanak, mint a volgai hérics (*Adonis vologensis*), a szennyos ínfű (*Ajuga laxmannii*), a kék atracél (*Anchusa barteri*), vagy a gumós macskahere (*Phlomis tuberosa*). A vizsgált folyók északias kitettségű külső töltésoldán a löszgyepekre emlékeztető félszáraz gyep fordul elő (Bátori és mtsai. 2016).

A régió mocsárrétjeinek domináns fűfaja a réti ecsetpázsit (*Alopecurus pratensis*) (**3. ábra**). Az élőhelyen számos nagy nedvesség-igényű faj is előfordul, mint a bokoló sás (*Carex melanostachya*), a fényes kutyatej (*Euphorbia lucida*), a réti peremizs (*Inula britannica*), a sárga nőszirmos (*Iris pseudacorus*), a réti boglárka (*Ranunculus arcis*), a sárga borkóró (*Thalictrum flavum*) és a réti ibolya (*Viola pumila*) (Bölöni és mtsai. 2011). A vizsgált folyók északias kitettségű belső töltésoldán hasonló fajösszetételű másodlagos mocsárrétek fordulnak elő (Bátori és mtsai. 2016).



3. ábra: A vizsgálati terület elhelyezkedése Európában (A) és Magyarországon (B); töltésen kialakult másodlagos mocsárrét (C); töltés felszáraz gyepje (D); a különböző élőhelytípusok elhelyezkedésének sematikus ábrája (E); természetközeli löszgyep folt útmezsgyében (F); természetközeli mocsárrét ártéri területen (G).

A folyók vizsgált töltésoldalainak (északias kitettségű külső töltésoldal: ÉKT, és északias kitettségű belső töltésoldal: ÉBT) teljes magyarországi szakaszát 10 egyenlő részre (alszakaszra) osztottuk. Minden alszakaszban egyenként 3–3 növényzeti mintavétel történt (2 m × 2 m nagyságú kvadrátokkal), random mintavételezéssel. A mintavételezést a töltésoldalak felső kétharmadában végeztük, mivel e részek kevésbé kitettek a folyók

időszakos áradásainak, s így a fajösszetétel hosszabb ideig közel állandó maradhat (vö.: Bátori és mtsai. 2016). Minden egyes kvadrátban az edényes növényfajok százalékos borításértékét becsültük, május közepe és június elje között (ekkor mind a tavaszi, mind a nyári fajok jól azonosíthatók). Hasonló mintavételezést folytattunk a természetközeli élőhelyek (lőszgyepek és mocsárrétek) esetében is. 20–20 természetközeli lőszgyepet és mocsárrétet választottunk ki a töltéseket körülvevő tájban, s mindegyikből egyenként $3\text{ m} \times 2\text{ m}$ nagyságú növényzeti mintát vettünk, random mintavételezéssel. A latin nevezéktan a 'The Plant List' elnevezéseit követi (link 4).

4.1.2. Adatelemzés

A különböző töltésoldalak és a táj növényzeti típusainak összehasonlításához (északias kitettségű belső töltésoldalak, mocsárrétek, északias kitettségű külső töltésoldalak, lőszgyepek) a következő elemzéseket végeztük: Shannon diverzitás, diagnosztikus fajok, filogenetikai diverzitás, funkcionális diverzitás elemzése, életformatípusok függetlenségi vizsgálta, és a növényi jellegeken alapuló közösségi összetétel vizsgálatok (súlyozott átlagok). Mivel a korábbi elemzések (Bátori és mtsai. 2016) kimutatták, hogy az egyes töltésoldalak fajösszetétele és növényzeti struktúrája mely természetközeli élőhelyekkel mutat hasonlóságot, ezért jelen vizsgálataink során a töltések növényzetét csak a hozzájuk leginkább hasonló természetközeli élőhellyel hasonlítottuk össze: az északias kitettségű belső töltésoldalakat a természetközeli mocsárrétekkel, s az északias kitettségű külső töltésoldalakat a lőszgyepekkel.

Minden egyes kvadrátra kiszámoltuk a Shannon diverzitás értékét. Az élőhelyek diagnosztikus fajainak megállapításához phi (Φ) értékeket rendeltünk az összes előforduló fajhoz, élőhelyenként (Chytrý és mtsai. 2002). Egy adott fajt az élőhelyre nézve diagnosztikusnak tekintettük, ha phi értéke meghaladta a 0,2-es határértéket (Fisher-egzakt teszt, $p < 0,01$). Ha egy faj phi együtthatója több élőhely esetén is meghaladta a határértéket, akkor azt azon élőhely diagnosztikus fajának tekintettük, ahol az együttható értéke magasabb volt. A fajok élőhelyenkénti phi értékeit a JUICE 7.0.25 program segítségével határoztuk meg (Tichý 2002). Az élőhelyek diagnosztikus fajait tovább csoportosítottuk cönológiai preferenciájuk alapján (Borhidi 1995, lásd még Bátori és mtsai. 2016). Három nagy csoportot tuduk kialakítani, melyek a következők voltak:

- a) szárazgyepi fajok (Fetuco-Brometea, Sedo-Scleranthetalia)
- b) mocsárréti fajok (Phragmiton, Molinio-Arrhenatheretea)

c) élőhely közömbös és gyom fajok

A különböző típusú élőhelyek filogenetikai diverzitásának összehasonlításához két átfogó filogenetikai fát alakítottunk ki, melyek az adott típusú (lőszgyepek – töltésoldalak felszáraz gyepei és természetközeli mocsárrétek – töltésoldalak mocsárrétjei) természetközeli és másodlagos élőhelyeken előforduló összes növény filogenetikai leszármazástani kapcsolatait mutatták. A fákat Durka és Michalski munkássága nyomán felépített európai filogenetikai fából alakítottuk ki, melyben mind a leszármazástani kapcsolatok mind pedig a divergencia idők jelen vannak (DAPHNE 1.0, Durka és Michalski 2012). A filogenetikai fáink csak nemzetségek szintjéig mutatták az egyes taxonok kapcsolatait, mivel az élőhelyeken előforduló számos faj identitásának meghatározása a filogenetikai fában kétes lett volna. Az azonos nemzetségbe tartozó fajok borítási értékeit összegeztük. Az eredeti fában előforduló politómiákat, melyek az átalunk kialakított fákban is jelentkeztek, megtartottuk. Az egyes élőhelyek filogenetikai diverzitását az azokon előforduló taxonok átlagos páronkénti távolság (MPD), és az átlagos legközelebbi taxon távolság (MNTD) értékeivel mértük. Míg az MPD az egyes taxonok közötti átlagos filogenetikai távolságot méri, az MNTD kiszámítja az egyes taxonok és legközelebbi rokon taxonjainak átlagos távolságát. E két metrika a filogenetikai fa más-más részeinek a vizsgálatára alkalmas. Míg az MPD a fa szerkezetének magasabb szintjeiben jelenlévő különbözőségeket képes detektálni, addig az MNTD a fa végződéseinél megtalálható taxonok közötti különbözőségekre érzékenyebb módszer (Kembel 2010). E két módszer együtt jól alkalmazható élőhelyek filogenetikai diverzitásának feltárára. Mivel a két módszer kevésbé érzékenyek az élőhelyek fajgazdagságára, mint más filogenetikai diverzitást mérő indexek, használatuk olyan tanulmányokban, melyekben fajdiverzitási indexekkel is számolnak (pl.: Shannon diverzitás), sokkal célra vezetőbb (Barak és mtsai. 2017).

Az egymáshoz hasonló növényzeti struktúrájú élőhelyek funkcionális diverzitását kvadrátonként kiszámított Rao-féle kvadratikusan entrópia segítségével hasonlítottuk össze (Botta-Dukát 2005). A funkcionális diverzitás számításához a növények LHS (fajlagos levél felület, magasság, magtömeg), virágzási (virágzási idő hossza, virágzás kezdete, pollináció típusa) és perzisztencia (életformatípus, megjelenési forma, terjedési ütem) jellegeit gyűjtöttük össze és használtuk fel (Westoby 1998; Weiher és mtsai. 1999) (**1. táblázat**).

1. táblázat: *A funkcionális diverzitás elemzés és a közösségi súlyozott átlag számítások során felhasznált traitek részletes jellemzése.*

Jelleg csoportok	Jelleg	Adat típus	Forrás
LHS	fajlagos levél felület	numerikus (mm ² /mg)	Kleyer és mtsai. 2008
	magasság	numerikus (cm)	Király 2009
	magtömeg	numerikus (g)	Török és mtsai. 2013, 2016
	virágzási idő hossza	numerikus (hónapok)	Király 2009
virágzási jellegek	virágzás kezdete	nominális, három szinttel: A: kora tavaszi virágzás (1–4. hónap); B: kora nyári virágzás (5–6. hónap); C: késő nyári virágzás (7. hónaptól)	Király 2009
	beporzás típusa	nominális, négy szinttel: rovarok; szél; önbeporzás; rovarok és önbeporzás	Kühn és mtsai. 2004
perzisztencia jellegek	életformatípusok	nominális, hat kategóriával: A: egynyári egyszikűek; B: egynyári kétszikűek; C: évelő egyszikűek; D: évelő kétszikűek; E: cserjék; F: fák és bokrok	Király 2009
	növekedési formák	nominális, hat kategóriával: A: magas, felegyenesedő növények tölevélrózsza nélkül (kivéve fűfélék); B: magas, felegyenesedő növények tölevélrózsával (kivéve fűfélék); C: kúszó növények rozetta nélkül; D: kúszó növények rozettával; E: nem zsombékoló fűfélék; F: nem zsombékoló fűfélék; G: fásszárú növények	Király 2009
	terjedési ütem	ordinális, három értékkategóriával: A: <1 cm/év; B: between 1 and 25 cm/év; C: >25 cm/év	Klimešová, J. and de Bello 2009, Klimešová és mtsai. 2017

A kvadrátonkénti közösségi súlyozott átlagokat négy jellegre számítottuk ki élőhelyenként. Ezen jellegek a fajlagos levél felület, a magasság, a magtömeg és a virágzási idő hossza voltak.

Az életformatípusok függetlenségi vizsgálatát is elvégeztük az összehasonlított élőhelyek esetén, hogy megvizsgáljuk, hogy megfigyelhető-e összefüggés valamely életformatípus és élőhely között.

A diverzitási indexek értékei és a közösségi súlyozott átlagok (mint függő változók) összehasonlításához kevert lineáris vagy általánosított kevert lineáris modelleket használtunk. Az összehasonlítások esetén a mintavételi helyeket (3–3 felvétel lokálításonként), mint random tényezőket használtuk a modellekben. Az adatok normalitásának bizottsítása érdekében a magtömeg és a virágzási idő hosszát logaritmikusan transzformáltuk. Az általánosított kevert lineáris modellek esetén Gamma vagy Poisson eloszlási családokat használtunk az adatok eloszlásának megfelelően, míg a lineáris modellek esetén normál eloszlással dolgoztunk. Az életformatípusok függetlenség vizsgálatát Pearson-féle chi-négyzet teszttel végeztünk. A Shannon diverzitás kiszámításánál a vegan csomag „diversity” parancsát alkalmaztuk (Oksanen és mtsai. 2018). A diverzitási indexek, a lineáris modellek és a korreláció analízisek R környezetben készültek (R Core Team 2018). A kvadrátonkénti Rao-féle kvadratikus entrópia értékeinek megállapításánál az FD csomag „dbFD” parancsát alkalmazzuk. A filogenetikai diverzitás két mérőszámának (MPD és MNTD) meghatározásához a picante csomag „cophenetic”, „ses.mpd” és „ses.mntd” parancsait alkalmazzuk (Kembel és mtsai. 2010). Az életformatípusok függetlenség vizsgálatához a stats csomag „chisq.test” parancsát (R Core Team 2018) és a corrplot csomag „corrplot” parancsát alkalmazzuk (Wei és Simko 2017). A kevert lineáris modelleket az nlme csomag „lme” parancsával (Pinheiro és mtsai. 2020), míg az általánosított kevert lineáris modelleket az lme4 csomag „glmer” parancsával számoltuk ki (Bates és mtsai. 2015).

4.2. A töbrök növényzetének vizsgálata

4.2.1. Kutatás helyszíne és mintavételezés I. (Az intenzív fakitermelés hatása a töbrök mikrorefúgium jellegére a Mecsek hegységben)

Vizsgálatunk helyszínét egy 30 km² kiterjedésű karsztos terület adta, a Mecsek hegység nyugati részén (**4. ábra**), 250–500 méter közötti tengerszint feletti magasságon, ahol két töbör refúgiális kapacitásának változását vizsgáltuk a rajtuk és környezetükben végrehajtott fakitermelés hatására.

A területre kontinentális klíma jellemző, szubmediterrán behatásokkal, mely következtében az évi átlaghőmérséklet 9.5 °C körül, míg az éves csapadékmennyiség 740 milliméter körül alakul (Dövényi 2010). Bükkösök és gyertyános-tölgyes erdők borítják a dolinák lejtőit, illetve a dolinák között található platók jelentős részét is. A nagyobb dolinák alját jellemzően szurdokerdők borítják (Bátori és mtsai. 2012).

Két közepes méretű (átmérő: kb. 80 m, mélység: kb. 10 m) töbröt (töbör 1: WGS 46.13359 N, 18.16589 E; töbör 2: WGS 46.13131 N, 18.17164 E) választottunk ki vizsgálatunkhoz. Mindkét töbörben két mintavételezés történt azonos mintavételezési eljárással. Egyszer 2007-ben, mikor a rajtuk található erdők körülbelül 110 évesek voltak, majd 2017-ben, a töbrökben és környékükön található erdők letermelése után 10 évvel (a letermelések 2007-ben kezdődtek). A töbrökben előforduló idős fák ekkor az egykori erdőborítás mindössze 30–40%-át tették ki. A töbröket is érintő erdészeti tevékenység intenzitásával kapcsolatban az erdészet által kiállított erdőrészlet leíró lapok szolgáltatnak információkat. A vizsgált területek olyan erdőrészletekbe estek, melyek esetén 2005-ben és 2015-ben valósult meg tervezési eljárás. Az állományleírás alapján a lombkoronaszint első véghasználati beavatkozás előtti domináns fafaja a kocsánytalan tölgy, bükk, gyertyán és a csertölgy voltak. Mindkét töbör aljáról rendelkezésre állnak 20 × 20 méter nagyságú cönológiai felvételek is a beavatkozások előtti időszakból (Bátori et al. 2009), amelyek alapján megállapíthatjuk, hogy a töbrök alján nagyobb mennyiségben fordult elő hegyi juhar is a lombkoronaszintben, jelezve a szurdokerő jelenlétét (ez a faj nem szerepel az erdőrészlet leíró lapokon). A töbröket is magukba foglaló erdőrészletekben vágásos üzemmodot határozott meg az erdészet 30, illetve 40 év véghasználati idővel. A töbrökben a 2007-es növényzeti felvételezésünk után történt az első véghasználati beavatkozás szálalóvágás, valamint felújító vágás bontó vágása formájában; a vágás erélye 13% és 25% között változott

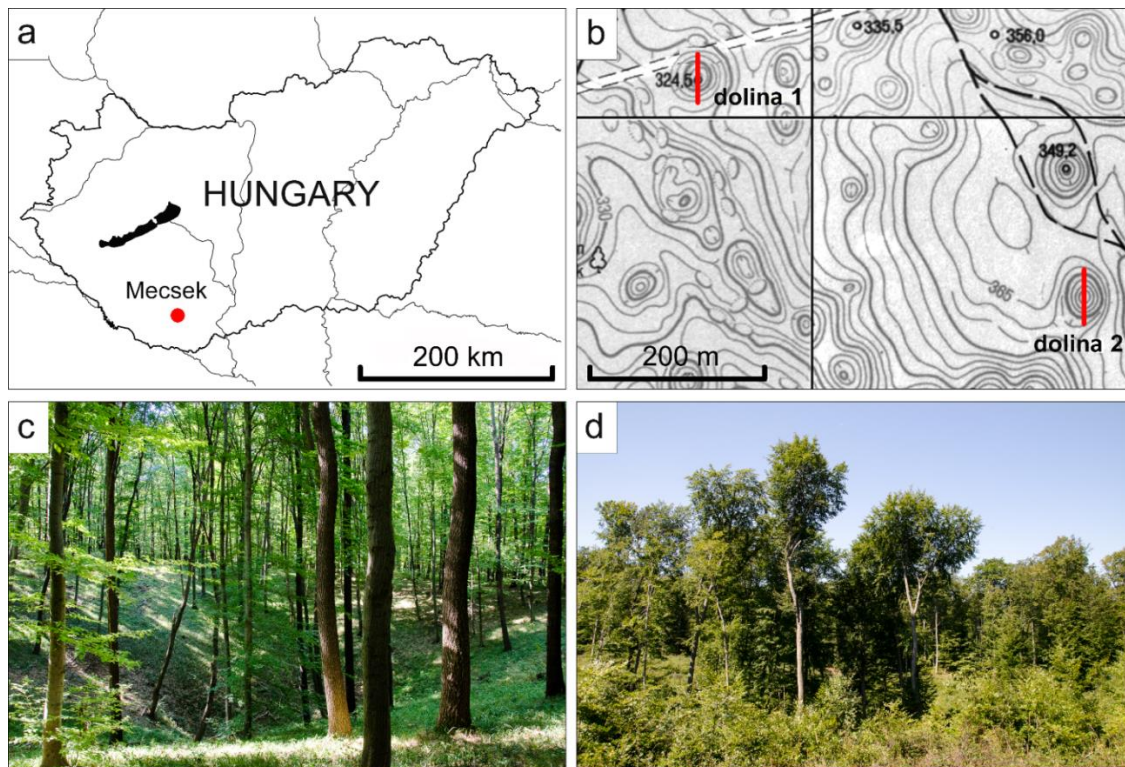
területenként és fafajonként. A fák kitermelése a töbrök meredek lejtői mentén addig zajlott, ameddig az erdészet gépeivel képes volt jelentősebb kockázat nélkül végrehajtani azt.

Mivel a fajösszetételbeli különbségek az északi és déli kitettségű töbröoldalak között a legmarkánsabbak (Bátori és mtsai. 2012), így a vizsgált töbrökben egy észak-déli irányú transzektet fektettünk le, mely áthaladt a dolina legmélyebb pontján. A transzektek mindkét esetben (és mind a 2 időpontban) a töbrök pereméről indultak és ott is végződtek. Mindkét transzekt mentén 1×1 méteres kvadrátokban történt a mintavételezés, melyek egymástól 2 méteres távolságban helyezkedtek el. Az összes lágyszárú, cserje és facsemete borítása feljegyzésre került az összes mintavételi kvadrátban.

A felvételezett növényfajokat csoportosítottuk élőhely preferenciájuk alapján (Horváth et al. 1995). Három nagyobb funkcionális csoportot tudtunk kialakítani a területen megtalált növényfajokból:

- tölgyesek fjai (tölgyesekre és gyertyános-tölgyesekre jellemző fajok)
- bükkös és szurdokerdei fajok
- zavarástűrő fajok

Mindhárom funkcionális csoportot elemeztük a bennük található fajok borítási és jelenlét/hiány adatai alapján. Mivel a bükkös és a szurdokerdei fajok voltak a legjobb indikátorai a hűvös mikroklimának a vizsgálati terület esetén, így e csoportot tekintettük relevánsnak annak megállapításában, hogy miként változott a töbrök refúgiális kapacitása 10 év alatt. A latin nevezéktan a 'The Plant List' elnevezéseit követi (link 4).



4. ábra: A vizsgálat helyszíne (a) és a vizsgált töbrök (b) a Mecsek hegységben (Magyarországon). A töbrök letermelésük előtt (c) és 10 évvel letermelésük után (d) is mintavételezésre kerültek. A piros vonalak a transzektek irányultságát és pozícióját jelzik.

4.2.2. Kutatás helyszíne és mintavételezés II. (Antropogén eredetű zavarások hatása a töbrök fajmegőrző képességére)

A kutatás során három karsztterület töbreinek növényzetét vizsgáltuk Magyarország és Szlovénia területén. E töbrök növényzete mind más-más típusú és szintű emberi eredetű zavarás mellett fejlődött az elmúlt évszázadokban.

A vizsgálatba bevont karsztterületek:

- 1) Kras Plató (közel Divača városához, Délnyugat Szlovénia, $45^{\circ}40'10''$ N, $13^{\circ}58'37''$ E),
- 2) Mecsek hegység (Abaliget és Orfű települések közelében, Dél-Dunántúl, $46^{\circ}07'25''$ N, $18^{\circ}08'43''$ E),
és a
- 3) Bükk hegység (Észak-Magyarország, $48^{\circ}03'36''$ N, $20^{\circ}26'54''$ E and $48^{\circ}04'34''$ N, $20^{\circ}29'49''$ E) voltak.

A Bükk esetében két különböző vizsgálati helyszín is kijelölésre került, melyek közül egyiken erdős töbrök (Óserdő, Nagymező fás töbrei), a másikon pedig gyepes töbrök (Nagymező, Zsidó-rét gyepes töbrei) is találhatóak (**5. ábra**).

A Kras régióban a vizsgálat helyszíne (440 m tengerszint feletti magasság; 11,4 °C éves átlaghőmérséklet; 1250 mm éves csapadékmennyiség; link 5) erőteljesen átalakult az elmúlt évszázadokban. A terület erdőit kiirtották, és a kialakult gyepes területeken intenzív legeltetést folytattak birkákkal (Kaligarič és mtsai. 2006). Számos töbör is átalakítása került. Természetes közetrétegüket kihordták az aljukból, és talajjal töltötték fel, hogy alkalmassá váljanak mezőgazdasági művelésre (Kovačič and Ravbar 2013; Breg Valjavec és mtsai. 2018a). Ma e töbröknek (melyeket „kulturális töbröknek” is neveznek) meglehetősen meredek faluk van, aljuk lapos és gyakran kőfalakkal körbeépítettek. Jelentős többségüket felhagyták az elmúlt évtizedekben, így a természetes folyamatok (szukcesszió) újra elindulhattak ezen élőhelyeken. Az elmúlt 40–50 évben végbemenő természetes beerdősülés és mesterséges erdősítés következtében mára ismét nagyobb kiterjedésű erdők jelenhettek meg a Kras platón (Zorn és mtsai. 2015). Jelenleg félszáraz francia juhar (*Acer monspessulanum*), virágos kőris (*Fraxinus ornus*), komlógyertyán (*Ostrya carpinifolia*) és molyhos tölgy (*Quercus pubescens*) által dominált erdők, valamint fekete fenyő ültetvények uralják a töbrök közötti platók erdős területeit. A nagyobb töbrök alján üdőbb körülményeket jelző, őshonos fajokból álló mezei juhar (*Acer campestre*), közönséges gyertyán (*Carpinus betulus*) és kislevelű hárs (*Tilia cordata*) által dominált erdők, valamint idengenhonos közönséges luc (*Picea abies*) ültetésével kialakított monokultúrák találhatóak (**5. ábra**).

A Mecsek (300–500 m közötti tengerszint feletti magasság, 9,5 °C átlagos éves hőmérséklet, 750 mm átlagos éves csapadékmennyiség, Dövényi 2010) látképét és erdeinek állapotát jelentősen befolyásolja a területen évtizedek óta végzett gazdasági célú erdőművelés. A karszterület töbreiben jelenlévő erdőállományok többségét három csoportra osztottuk, annak függvényében, hogy e töbrökben mikor történt a legutóbbi erdészeti véghasználat (idős erdő letermelése): 40–50, 60–80 vagy 90–120 éves erdők (**5. ábra**). A töböroldalak felső részein és a platókon a közönséges gyertyán (*Carpinus betulus*), az európai bükk (*Fagus sylvatica*), a csertölgy (*Quercus cerris*) és a kocsánytalan tölgy (*Q. petraea*) által dominált erdők a jellemzőek. A töböroldalak alsóbb részein és a nagyobb töböráljakon a mezei juhar (*Acer campestre*), a hegyi juhar (*A. pseudoplatanus*), a korai juhar (*A. platanoides*), a közönséges gyertyán (*Carpinus betulus*), az európai bükk (*Fagus sylvatica*) és a magas kőris (*Fraxinus excelsior*) válik dominánssá (Bátori és mtsai. 2012, 2014b).

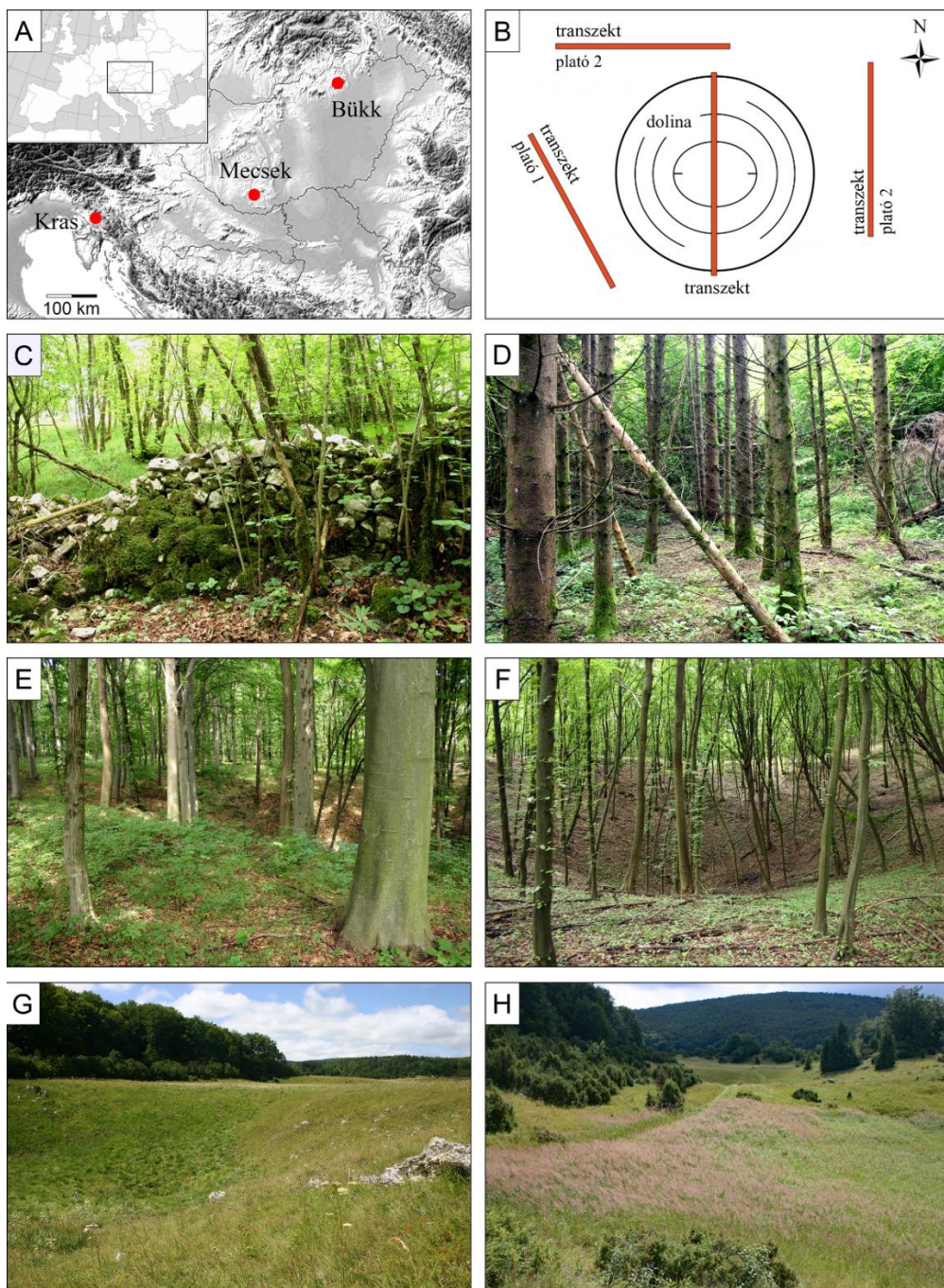
A bükki vizsgálati területek (erdős és gyepes töbrök) a montán bükkös zónában találhatók. A terület 700–900 méter közötti tengerszint feletti magasságon fekszik, 6,3 °C éves átlaghőmérséklettel, 800 mm éves csapadékmennyiséggel jellemezhető (Dövényi 2010). Az erdős töbrök többsége és a töbrök közötti platók az európai bükk (*Fagus sylvatica*) által dominált erdőkkel borítottak. Számos nagyobb töbrőben előfordul a nem őshonos közönséges lucfenyő (*Picea abies*) is, melyek direkt ültetéssel került be ezen élőhelyekre. A 19. században a Bükk kiterjedt erdőségeit letermelték, hogy legelőket és kaszálókat hozzanak létre, és hogy faanyagot állítsanak elő. Sok töbröt mészégetőként használtak évtizedeken keresztül. A legeltetett és kaszált gyepes területeken (töbrök és rétek egyaránt) sokszínű és fajgazdag közösségek alakultak ki (Vojtkó 2001). A gyepes töbrök déli kitettséggű oldalain fűszáraz és száraz gyepek, míg az északi kitettséggű oldalain és alján üde és nedves gyepek találhatók (**5. ábra**). Néhány nagyobb töbröt mezőgazdasági művelésbe vontak korábban, s a felhagyás után a *Calamagrostis epigejos* (siska nádtippán) egyeduralkodóvá vált bennük (**5. ábra**).

A mintavételezést megelőzően az összes töbröt és az azokat övező platókat zavarási kategóriákba soroltuk, melynek alapját az élőhelyeket ért múltbeli és jelenkori emberi behatások képezték.

Három zavarási csoportot alakítottunk ki (**2. táblázat**):

- 1) azok az élőhelyek, melyek a legkisebb mértékű zavarás alatt fejlődtek (Z1);
- 2) azok az élőhelyek, melyek közepes mértékű zavarás alatt fejlődtek (Z2);
- 3) azok az élőhelyek, melyek a legnagyobb mértékű zavarás alatt fejlődtek (Z3).

A Mecsek töbreiben jelenlévő erdőállományok esetében az utolsó erdészeti véghasználat (idős erdő letermelése) óta eltelt idő alapján definiáltuk a zavarási csoportokat, figyelembe véve azt, hogy a fiatalabb (40–50, 60–80 éves) állományokban növedékfokozó gyérítést is megfigyeltünk a vizsgálati időszakban.



5. ábra: (A) A vizsgálat helyszínéül szolgáló karszterületek elhelyezkedése Magyarországon és Szlovéniában. (B) mintavételi elrendezés. (C) kőfalak egy kulturális töbrében a Krason (Szlovénia). (D) lucfenyő ültetvény a Kras egy kulturális töbrében (Szlovénia). (E) idős bükk erdő (> 90 év) egy mecseki töbör oldalán és peremén (Magyarország). (F) fiatal erdő (< 50 év) egy mecseki töbrében. (G) nedves, félszáraz és száraz gyepek a Bükk hegység gyepek töbreiben. (H) *Calamagrostis epigejos* által dominált gyepek töbrök a Bükkben.

2. táblázat: A zavarás típusai és a kialakított zavarási csoportok (töbör: Z1: természetközeli, Z2: közepesen zavart, Z3: erősen zavart; plató: Z1R: természetközeli) a szlovén (Kras) és a magyar (Mecsek, Bükk) mintavételi területeken.

Vizsgálat helyszíne	Zavarási típusok	Zavarási csoportok	Transztek száma	Kvadrátok száma
Kras (e)	e.é. < 50 év -	Z1	3	60
	e.é. < 50 év talajjal feltöltött	Z2	3	56
	e.é. < 50 év idegenhonos fajokkal beültetett	Z3	3	71
Kras (ep)	e.é. < 50 év -	Z1R	3	90
Mecsek (e)	e.é. > 90 év -	Z1	3	100
	e.é. 60–70 év gyérítés: ritka	Z2	3	94
	e.é. < 50 év gyérítés: gyakori	Z3	3	89
Mecsek (ep)	e.é. > 90 év -	Z1R	3	90
Bükk (e)	e.é. > 90 év -	Z1	3	90
	e.é. > 90 év idegenhonos fajokkal beültetett	Z2	3	89
Bükk (ep)	e.é. > 90 év -	Z1R	3	90
Bükk (gy)	Korábban legeletett/ka- - szált	Z1	3	94
	Korábban legeletett/ka- korábban mészégető szált	Z2	3	81
	Korábban legeletett/ka- korábban mészégető, növényfaj inváziója szált	Z3	3	79
Bükk (gyp)	Korábban legeletett/ka- - szált	Z1R	3	90
Összesen	- -	-	45	1263

Rövidítések: e – erdős dolinák; gy – gyepes dolinák; ep – erdős platók; gyp – gyepes platók; e.é. – erdő életkora

Van Beynem és Townsend (2005) javaslatait felhasználva figyelembe vettünk az összes olyan zavarási típust, amely befolyásolhatta a töbrök és platók jelenlegi növényzetét. Bár ugyanazon zavarási csoportokat használtuk mindhárom vizsgálati területen (Z1–Z3 csoportok) a töbrök és platók besorolására, mivel eltérő emberi beavatkozások alakították ki a hasonló zavarási csoportokat a különböző klímájú és történetű vizsgálati területeken, azok összehasonlítása nem volt lehetséges a vizsgálati helyszínek között. A Bükk esetén gyepes és

erdős töbröket is vizsgáltunk. Mivel gyepes töbrök nagyon kis számban fordultak csak elő a Krason és a Mecsekben, ezért ezeken a karszterületeken csak erdővel borított töbröket vizsgáltunk.

Három nagyobb méretű (átmérő: 60–150 m, mélység: 8–20 m) töbör kiválasztására került sor minden zavarási csoportból a Kras és a Mecsek esetében (Z1 – természetközeli töbrök, Z2 – közepesen zavart töbrök, Z3 – erősen zavart töbrök). A Bükk hegység erdős mintaterületén csak két zavarási csoportot sikerült azonosítanunk (Z1 – természetközeli, Z2 – közepesen zavart), így itt e két csoportból került ki a három-három vizsgált töbör. Referenciaként a töbrök közötti platókon három olyan területet választottunk ki, melynek növényzete természetközelinek bizonyult (Z1 besorolású).

A vizsgálat során ügyeltünk arra, hogy egy vizsgálati helyszínen belül hasonló geomorfológiájú (átmérő, mélység) töbrök legyenek mintavételezve (kizárva a geomorfológiai különbségekből adódó növényzeti eltéréseket). Összesen 33 töbör (24 erdős és 9 gyepes) valamint 12 plató (9 erdős és 3 gyepes) mintavételezésére került sor a kutatásunk során.

Mivel a legjelentősebb különbségeket a fajösszetételben az északi és a déli kitettségű töböroldalak között vártuk (lásd Bátori és mtsai. 2012, 2014b), így minden töbörben észak–déli irányultságú transzekteket fektettünk le, melyek minden esetben áthaladtak a töbrök legmélyebb pontján (**5. ábra**). A töbrökben mintavételezett transzektek hossza 37 és 127 méter között változott (a legrövidebbek a Kras területén, a leghosszabbak a Mecsekben voltak). A referencia platókon 88 méter hosszú transzekteket mintavételeztünk. A transzektek mentén 1×1 méteres kvadrátokban feljegyeztük az összes lágyszárút, cserjét és facsemetét. Az 1×1 méteres kvadrátok egymástól két méteres távolságban kerültek elhelyezése a transzekt mentén (összesen 1263 kvadrát: 903 a töbrökben, míg 360 a platókon). A terepmunkát májusában végeztük a Krason, júniustól augusztusig a Mecsekben, illetve július második felétől augusztus végéig a Bükkben (a vegetációs periódus azon időszakai, amikor a növényfajok legkönnyebben azonosíthatók az adott területen).

4.2.3. Adatelemzés I. (Az intezív fakitermelés hatása a töbrök mikrorefúgium jellegére a Mecsek hegységben)

Mindkét töbrör esetén permutációs többváltozós varianciaanalízis (PERMANOVA) végeztünk, a fakitermelés hatásának vizsgálatához. A vizsgálat során az egyes állapotokban megjelenő fajok borítási értékeivel számoltunk. A vizsgálatához Bray-Curtis indexet használtunk, és 5 000 permutációt végeztünk el az adatsor teszteléséhez. A vizsgálatot R statisztikai környezetben végeztük (R Core Team 2018) a vegan csomag felhasználásával (Oksanen és mtsai. 2018). Nem metrikus többdimenziós (NMDS) skálázást használtunk (borítási értékek és Bray-Curtis index segítségével), az egyes állapotok vegetációs mintázatában fellelhető különbségek szemléltetéséhez mindkét töbrör esetén.

Megállapítottuk a töbrök diagnosztikus fajait mind a fakitermelés előtti, mind pedig a fakitermelés utáni állapotukban. Ehhez phi (Φ) koefficiens számoltunk az egyes élőhelyek és a rajtuk előforduló fajok között (Chytrý és mtsai. 2002). Azon fajokat melyek $\Phi > 0,1$ koefficiens értékkel rendelkeztek egy adott töbrör esetén, a töbrör diagnosztikus fajainak tekintettük. Fischer egzakt teszt segítségével szűrtük ki a nem diagnosztikus értékű fajokat ($p < 0,05$). A diagnosztikus fajok meghatározását JUICE 7.0.25 program segítségével végeztük (Tichý 2002).

Az egyes állapotok azonos funkcionális csoportjainak borítását lineáris kevert modellek segítségével hasonlítottuk össze. Ezen modellek esetén minden esetben fennállt az adatok normalitása. Az egyes állapotokhoz tartozó funkcionális csoportok fajsza mainak összehasonlításához pedig általánosított kevert lineáris modelleket alkalmaztunk Poisson eloszlással. Minden modellt R statisztikai környezetben alakítottunk ki és hajtottunk végre (R Core Team 2018). A modellekben a kezelési típusok (természetközeli, kitermelt) mint magyarázó változók, a borítási és fajsza m értékek mint függő változók, a mintavételi helyek (dolina 1 és dolina 2), mint random faktorok szerepeltek. A kevert lineáris modelleket az nlme csomag „lme” parancsával (Pinheiro és mtsai. 2017), míg az általánosított kevert lineáris modelleket az lme4 csomag „glmer” parancsával építettük fel és számítottuk ki (Bates és mtsai. 2015).

4.2.4. Adatelemzés II. (Antropogén eredetű zavarások hatása a töbrök fajmegőrző képességére)

Bár az Ellenberg-féle hőmérsékleti indikátorértékeket gyakran alkalmazzák nagy léptékű élőhely összehasonlítások esetén, ezen indikátorértékek nem mindig alkalmasak lokális léptékben az élőhelyek közötti változások detektálására (Borhidi 1995). Így jelen esetben a növényfajok élőhelypreferenciáit vettük figyelembe a hideg-adaptált fajok meghatározásánál. A Magyarországon talált növényfajok esetén Soó rendszerét (1980), míg a Szlovéniában talált növényfajok esetén Mucina és munkatársainak rendszerét (2016) alkalmaztuk. A hideg-adaptált fajok megállapítása minden vizsgálati hely esetén egymástól függetlenül történt. Minden olyan növényfajt „hideg-adaptált” fajnak tekintettünk egy adott karsztterületen belül, melyek általában hűvösebb klímájú területeken fordulnak elő, mint a töbröket körül ölelő platókra jellemző klíma. Például egy mezofil lomberdei növényfaj hideg-adaptált fajnak tekinthető a Krason, ahol a platókon fűszáraz erdők fordulnak elő. A nedves élőhelyet indikáló fajokat az Ellenberg-féle nedvesség indikátorértékek segítségével határoztuk meg. Nedves élőhelyet indikáló fajnak tekintettük a Kras és a Mecsek esetén azon fajokat, melyek 6-os, 7-es, vagy 8-as W indikátorértékkel, míg a Bükk esetén azon fajokat, melyek 7-es, 8-as, vagy 9-es W indikátorértékkel rendelkeztek. A vörös listás és védett (természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajok) megállapítását a regionális (magyarországi és szlovén) adatbázisok alapján határoztuk meg (Szlovénia: link 6; Magyarország: Király 2007).

Az összehasonlításokat a természetközeli töbrök (Z1) és a referencia (plató) területek (Z1R), valamint a különböző zavarási csoportba tartozó töbrök (Z1, Z2 és Z3) között végeztünk. Az összehasonlítások minden vizsgálati terület esetén külön-külön történtek.

Mind a természetközeli töbrök és platók összehasonlítása, mind pedig a különböző zavarási csoportok összehasonlítása esetében meghatároztuk a diagnosztikus fajokat. Ezt az élőhelyeken előforduló fajok fidelitás értékének [ϕ (Φ) koefficiens] segítségével tettük meg. Amennyiben egy faj $\Phi > 0,2$ fidelitás értéket mutatott egy élőhely esetén, akkor azt a fajt az adott élőhelyre nézve diagnosztikusnak tekintettük (Fisher-egzakt teszt, $p < 0,001$) (Tichý és Chytrý 2006).

ANOSIM-ot (Analysis of similarities) használtunk az élőhelyek (Z1 és Z1R) és a különböző zavarási csoportokba tartozó (Z1, Z2 és Z3) töbrök fajösszetételének összehasonlítása esetén is. A fajok jelenlét-hiány adataival dolgoztunk minden összehasonlítás esetén, Jaccard indexet és 9999 permutációt alkalmaztunk az elemzés során.

Az ANOSIM-okat R környezetben (R Core Team 2018) végeztük a vegan csomag anosim parancsát használva (Oksanen 2018). A páros összehasonlításokra Bonferroni-korrekciót alkalmaztunk. Főkoordináta analízist (PCoA, Jaccard index) alkalmaztunk a növényzeti mintázatokban jelenlévő eltérések szemléltetésére.

Oszlopdiagramok (bar chart-ok) segítségével mutattuk be a hideg-adaptált, a nedves élőhelyet indikáló és a természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajok számát a különböző élőhelyeken (Z1 és Z1R) és eltérő zavarási csoportokban (Z1, Z2 és Z3). Ahhoz, hogy teszteljük, hogy az egyes összehasonlítások esetén kimutathatóak-e statisztikailag szignifikáns különbségek e fajok számában, általánosított kevert lineáris modelleket alkalmaztunk (GLMMs). Hat modellt készítettünk minden vizsgálati helyszín esetén. A hideg-adaptált, a nedves élőhelyet indikáló, vagy a természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajok száma, mint függő változó, az élőhelyek és a különböző zavarási csoportok, mint magyarázó változó szerepelt a modellekben. A mintavételi helyek (transzektek), mint random tényezők szerepeltek a modellekben. A modellezés során Poisson, vagy negatív binomiális eloszlást alkalmaztunk. Mivel a Mecsekben a természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajok száma 0 vagy 1 értéket vett fel a legtöbb kvadrát esetén, itt bináris transzformációt végeztünk (0 és 1) az adatokon és binomiális hibatagot alkalmaztunk a modell felépítésénél. Az általánosított kevert lineáris modelleket R környezetben az lme4 csomag „glmer” parancsa segítségével építettük fel (Bates és mtsai. 2013). A modellek szignifikancia tesztjét varianciaanalízis (ANOVA) segítségével végeztük, melyhez a car csomag „Anova” parancsát használtuk (Fox és Weisberg 2011). A többszörös páronkénti összehasonlításhoz a „relevel” és az „FDR” parancsokat használtuk, hogy korrigáljuk a p -értékeket.

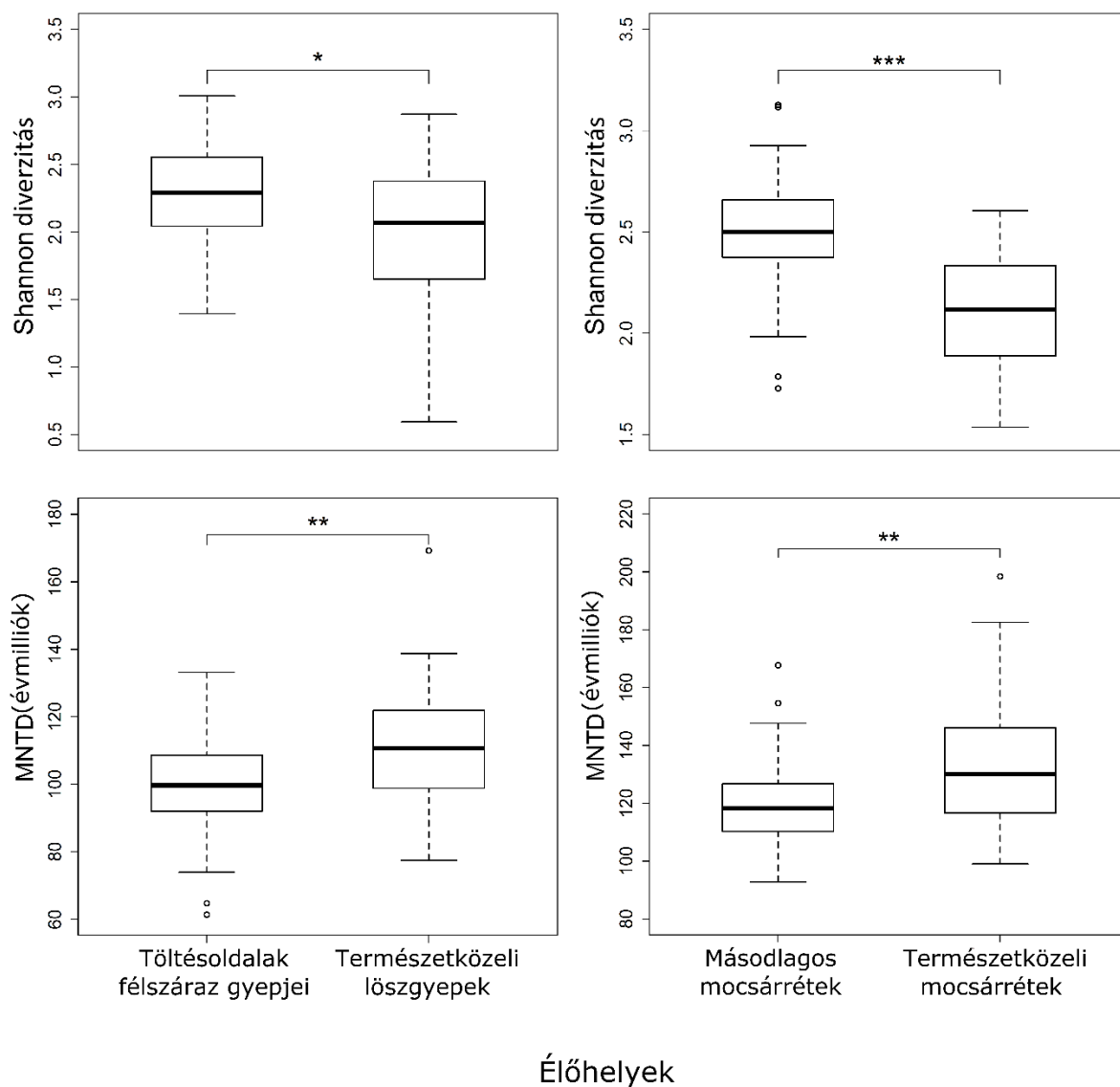
5. Eredmények

5.1. A Körös és Maros töltésein kialakult másodlagos növényzet vizsgálata

Mindkét összehasonlítás esetén (töltések félszáraz gyepjei – löszgyepek, töltések mocsárrétjei – természetközeli mocsárrétek) a töltésen kialakult másodlagos gyepeknek volt szignifikánsan magasabb a Shannon diverzitásuk (**3. táblázat, 6. ábra**).

3. táblázat: *A töltésoldalakon kialakult másodlagos élőhelyek és a természetközeli élőhelyek összehasonlítása különböző, a diverzitást leíró indexek segítségével. Rövidítések: MPD – átlagos páronkénti távolság, MNTD – átlagos legközelebbi taxon távolság.*

	Shannon (H)		Rao's Q		MPD		MNTD	
	t	p	t	p	t	p	t	p
Töltésoldalak félszáraz gyepjei vs. Természetközeli löszgyepek	-2,02	0,050	-1,56	0,13	0,44	0,67	3,13	0,003
Töltésoldalak mocsárrétjei vs. Természetközeli mocsárrétek	-5,89	<0,001	0,14	0,89	0,25	0,80	2,85	0,007



6. ábra: A Shannon diverzitás és a legközelebbi szomszédos taxon távolság (MNTD) indexek értékei a töltésoldalak másodlagos gyepeinek és a tájban megtalálható természetközeli élőhelyeknek. A szignifikáns eltérések csillaggal jelölve (*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$).

A töltésoldalak másodlagos élőhelyei a diagnosztikus fajok számában is felülmúlták a velük hasonló szerkezetű természetközeli élőhelyeket (**4. táblázat**). A töltésoldalak félszáraz gyepeiben 25 növényfaj [pl.: puha rozsnok (*Bromus hordeaceus*), mezei gyöngyköles (*Buglossoides arvensis*), borzas bükköny (*Vicia hirsuta*)], míg másodlagos mocsárrétjeiben 29 faj [pl.: réti iszalag (*Clematis integrifolia*), réti perje (*Poa pratensis*), fényes veronika (*Veronica polita*)] bizonyult diagnosztikus fajnak. A természetközeli élőhelyek esetén a

lőszgyepekre nézve 12 diagnosztikus fajt [pl.: kék atracél (*Anchusa barrelieri*), kunkorgó árvalányhaj (*Stipa capillata*), lila ökörfarkkoró (*Verbascum phoeniceum*)], míg a mocsárrétekre nézve 15 diagnosztikus fajt [pl.: sziki madárhúr (*Cerastium dubium*), réti peremizs (*Inula britannica*), pántlikafű (*Phalaris arundinacea*)] sikerült azonosítani. Bár a diagnosztikus fajok száma magasabb volt a töltéseken, ám az adott élőhelytípusra jellemző diagnosztikus fajok (vagyis specialisták) inkább a természetközeli élőhelyeken fordultak elő (**4. táblázat**). A lőszgyepek fajai a töltésoldalak szárazgyepjein megállapított diagnosztikus fajok csupán 20%-át adták, míg e fajok részaránya a lőszgyepek diagnosztikus fajai között 75% volt. Az élőhelyközömbös fajok ezzel szemben a töltés diagnosztikus fajainak 76%-át, míg a lőszgyepek diagnosztikus fajainak 25%-át adták (**4. táblázat**). A mocsárrétek fajai a belső töltésoldalak diagnosztikus fajainak mindössze 29%-át adták, míg ugyanezen fajok a természetközeli mocsárrétek diagnosztikus fajainak 67%-át. Az élőhelyközömbös fajok részaránya is jelentősen eltért az élőhelyek diagnosztikus fajainak összetételében. Míg a töltésoldalakon kialakult másodlagos mocsárrétek diagnosztikus fajainak 64%-át jelentették az élőhelyközömbös fajok, addig a természetközeli mocsárrétek diagnosztikus fajainak mindössze 33%-át adták e fajok (**4. táblázat**).

Az életformatípusok függetlenségi vizsgálata kimutatta, hogy az egyes életformatípusok jelenléte vagy hiánya nem független az adott élőhelytől ($p < 0,001$) (**5. táblázat**).

A másodlagos félszáraz gyeppek és lőszgyepek, illetve a másodlagos mocsárrétek és természetközeli mocsárrétek összehasonlítása is hasonló eredményt hozott. A vizsgálat eredményei alapján megállapítható, hogy a természetközeli élőhelyek növényzeti szerkezetében az évelő kétszikűek sokkal jelentősebb szerepet töltenek be, mint a másodlagos gyepkében. Ezzel szemben az egynyári kétszikűek a másodlagos élőhelyek vegetációs struktúrájában játszanak kiemelt szerepet. Ezentúl a függetlenség vizsgálat a fák és bokrok pozitív összefüggését mutatta a lőszgyepekkel, míg erőteljes negatív összefüggést mutatott a töltések szárazgyepeivel (**6. táblázat**).

4. táblázat: Az összehasonlított élőhelyek (töltésoldalak szárazgyepjei – természetközeli löszgyepek; másodlagos mocsárrétek – természetközeli mocsárrétek) diagnosztikus fajai. A diagnosztikus fajok felsorolása fidelitás értékük alapján történt, növekvő sorrendben (zárójelekben feltüntetve: $\Phi \times 100$). A félkövérrel kiemelt fajok löszgyep specialista, míg a csillaggal megjelölt fajok mocsárrét specialista fajok (az összes többi faj élőhelyközömbös fajnak tekinthető).

Másodlagos félszáraz gyeppek – Természetközeli löszgyepek

Másodlagos szárazgyepek: *Veronica polita* (24,1), *Erigeron annuus* (24,9), *Festuca pratensis* (24,9), *Dactylis glomerata* (25,5), *Arenaria serpyllifolia* (25,9), *Rumex acetosa* (26,7), *Vicia grandiflora* (26,7), *Erodium cicutarium* (27,7), *Cichorium intybus* (28,5), *Silene vulgaris* (28,5), ***Poa bulbosa*** (29,5), *Euphorbia esula* (30,2), *Calepina irregularis* (34,9), *Lepidium draba* (35,4), *Plantago lanceolata* (38,5), *Convolvulus arvensis* (40,7), *Veronica arvensis* (43,4), *Vicia hirsuta* (45,0), *Bromus hordeaceus* (45,1), ***Buglossoides arvensis*** (46,1), *Arrhenatherum elatius** (50,3), *Valerianella locusta* (57,5), *Vicia sativa* subsp. *nigra* (59,8), ***Myosotis ramosissima*** (61,7), ***Cerastium brachypetalum*** s.l. (65,1)

Természetközeli löszgyepek: ***Inula germanica*** (24,9), *Pimpinella saxifraga* (24,9), ***Stachys recta*** (24,9), ***Stipa capillata*** (24,9), ***Verbascum phoeniceum*** (24,9), ***Cynoglossis barleri*** (30,2), ***Fragaria viridis*** (33,3), ***Agropyron cristatum*** (34,9), *Bromus sterilis* (36,0), *Rubus caesius* (38,8), ***Elymus hispidus*** (41,7), ***Verbascum chaixii*** subsp. *austriacum* (47,4)

Másodlagos üde gyeppek – Természetközeli mocsárrétek

Másodlagos mocsárrétek: *Thlaspi perfoliatum* (24,1), ***Bromus inermis*** (26,7), *Lathyrus tuberosus* (27,1), *Lysimachia nummularia** (27,5), *Centaurea jacea* agg.* (31,2), *Phragmites australis** (31,8), *Carex spicata* (33,3), *Veronica arvensis* (33,8), *Ornithogalum umbellatum* s.l. (34,8), *Silene alba* (37,3), *Vicia hirsuta* (37,4), *Galium mollugo* (37,8), *Rumex thyrsiflorus** (37,8), *Convolvulus arvensis* (38,5), *Festuca pratensis* (40,6), *Galium aparine* (41,5), ***Myosotis ramosissima*** (44,2), *Poa pratensis** (44,5), *Veronica polita* (44,5), *Clematis integrifolia** (47,6), *Vicia sativa* subsp. *nigra* (48,9), *Stellaria media* (52,6), *Galium rubioides** (59,4), *Aristolochia clematitis* (60,9), *Lamium purpureum* (62,3), *Valerianella locusta* (67,6), *Dactylis glomerata* (76,1), *Arrhenatherum elatius** (84,1)

Természetközeli mocsárrétek: *Symphytum officinale** (23,1), *Cirsium arvense* (24,0), *Lycopus exaltatus** (24,1), *Rorippa sylvestris** (24,5), *Cirsium vulgare* (24,9), *Chaiturus marrubiastrum** (24,9), *Taraxacum campylodes* (25,2), *Geranium dissectum* (26,0), *Inula britannica** (26,0), *Phalaris arundinacea** (28,5), *Cerastium dubium** (28,5), *Trifolium repens* (28,5), *Vicia cracca** (28,6), *Iris pseudacorus** (30,8), *Euphorbia lucida** (37,3)

5. táblázat: Életforma típusokra vonatkoztatott chi-négyzet függetlenségi vizsgálat eredményei az élőhely összehasonlítások esetén.

	Chi-négyzet teszt teszt érték	p-érték
Töltések félszáraz gyepei – Löszgyepek	60,645	<0,001
Töltések mocsárrétjei – Természetközeli mocsárrétek	57,051	<0,001

6. táblázat: A függetlenségi vizsgálat alapján számított Pearson reziduális értékek életforma-típusonként az élőhelyekre vonatkoztatva. A félkövérrel kiemelt reziduális értékek voltak a legjelentősebb hatással a teszt értékének kialakításában. A pozitív értékek pozitív összefüggést, míg a negatív értékek negatív összefüggést mutatnak az adott élőhely és az életformatípus között.

	Pearson reziduálisok értékei			
	Másodlagos félszáraz gyepek	Természetközeli löszgyepek	Másodlagos mocsárrétek	Természetközeli mocsárrétek
évelő egyszikűek	0,004	-0,004	-0,75	0,90
évelő kétszikűek	3,442	-3,789	2,85	-3,42
egynyári egyszikűek	-0,352	0,387	1,00	-1,21
egynyári kétszikűek	-2,903	3,196	-3,43	4,12
cserjék	-1,182	1,302	1,38	-1,66
fák és bokrok	-2,371	2,611	-0,05	0,07

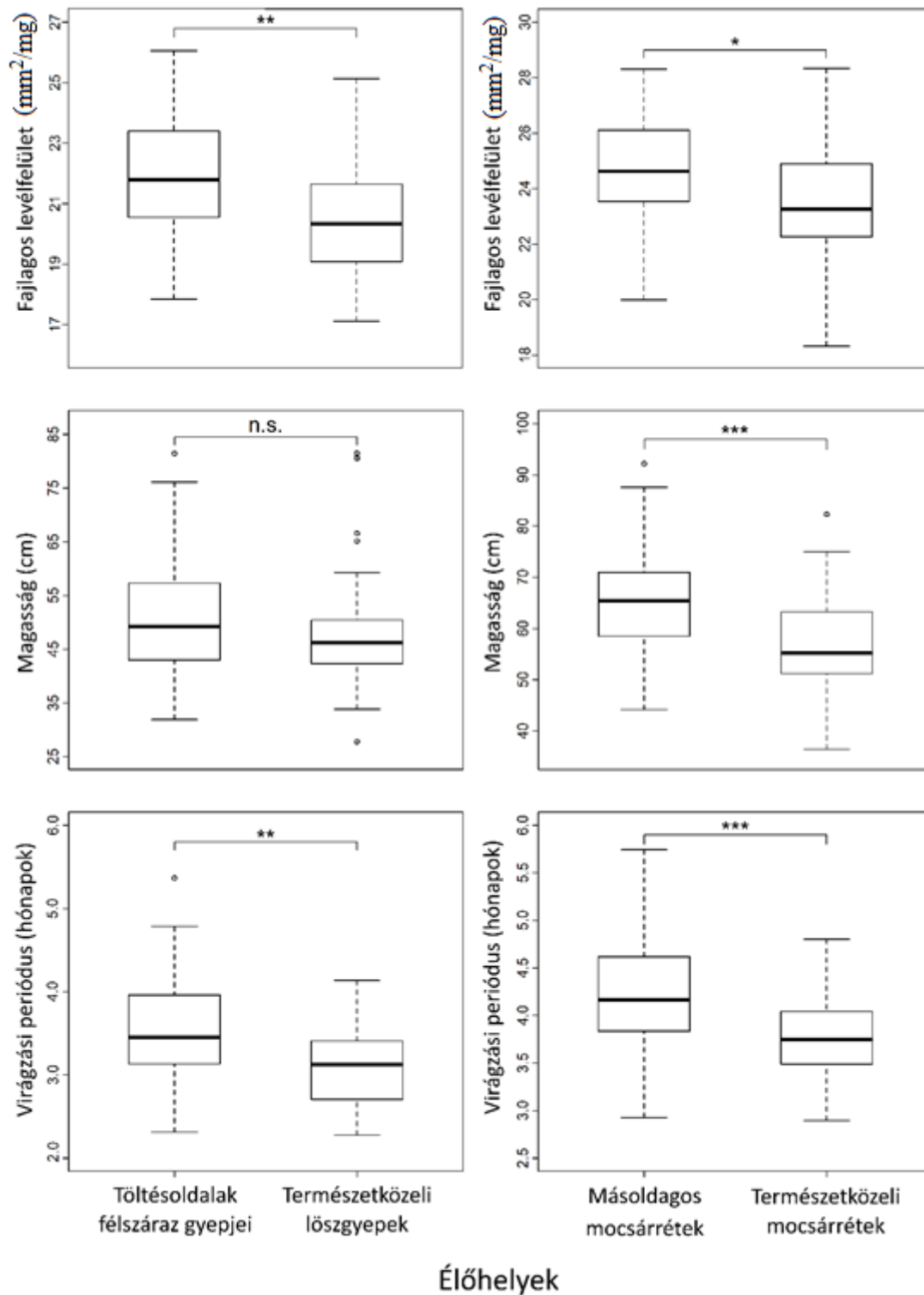
A filogenetikai diverzitás vizsgálat során sem a másodlagos félszáraz gyepek sem pedig a másodlagos mocsárrétek nem mutattak eltérést a természetközeli élőhelyektől, a megjelenő fajok átlagos páronkénti távolságai tekintetében. Azonban az átlagos legközelebbi taxon távolságok esetén már jelentős különbségeket lehetett megfigyelni a természetközeli és másodlagos élőhelyek között, mindkét esetben (**3. táblázat, 6. ábra**).

A Rao-index alapján nem találtunk szignifikáns különbséget az összehasonlítások során (**3. táblázat**). A közösség által súlyozott átlagok esetén azonban már voltak olyan jellegek (fajlagos levélfelület, magasság, és a virágzási idő hossza), melyek az élőhelyek között jelentős mértékben eltértek egymástól (**7. táblázat, 7. ábra**).

7. táblázat: *Közösségi súlyozott átlagok összehasonlítása a töltéseken kialakult másodlagos gyepek és természetközeli élőhelyek esetén.*

	Fajlagos levélfelület		Magasság		Magtömeg		Virágzási idő hossza	
	t	p	t	p	t	p	t	p
Töltések félzáraz gyepei – Természetközeli lőszgyepek	-3,1	0,003	1,2	0,24	-1,5	0,14	-3,3	0,002
Töltések mocsárrétjei – Természetközeli mocsárrétek	-2,2	0,040	-3,8	<0,001	0,5	0,65	-3,6	0,001

Mind a fajlagos levélfelület, mind pedig a virágzási idő hossza esetén jelentősen magasabbak voltak a közösségi súlyozott átlagok a töltésoldalakon, mint a természetközeli élőhelyeken (**7. táblázat, 7. ábra**). A magasság alapján számolt közösségi átlagok esetén a töltésoldalak félzáraz gyepei és a lőszgyepek között nem volt jelentős eltérés, ám a töltések másodlagos mocsárrétjei jelentősen magasabb értékeket mutattak e jelleg alapján, mint a természetközeli mocsárrétek. A magtömeg esetén nem találtunk jelentős eltéréseket sem az élőhelyek között (**7. táblázat, 7. ábra**).



7. ábra: A fajlagos levélfelülett, magasság és a virágzási idő növényi jellegek közösségi súlyozott átlagai a töltésoldalak másodlagos élőhelyei és a természetközeli élőhelyek esetén. A hasonló élőhelyek közötti szignifikáns különbségek csillaggal jelölve (*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$).

5.2. A töbrök növényzetének vizsgálata

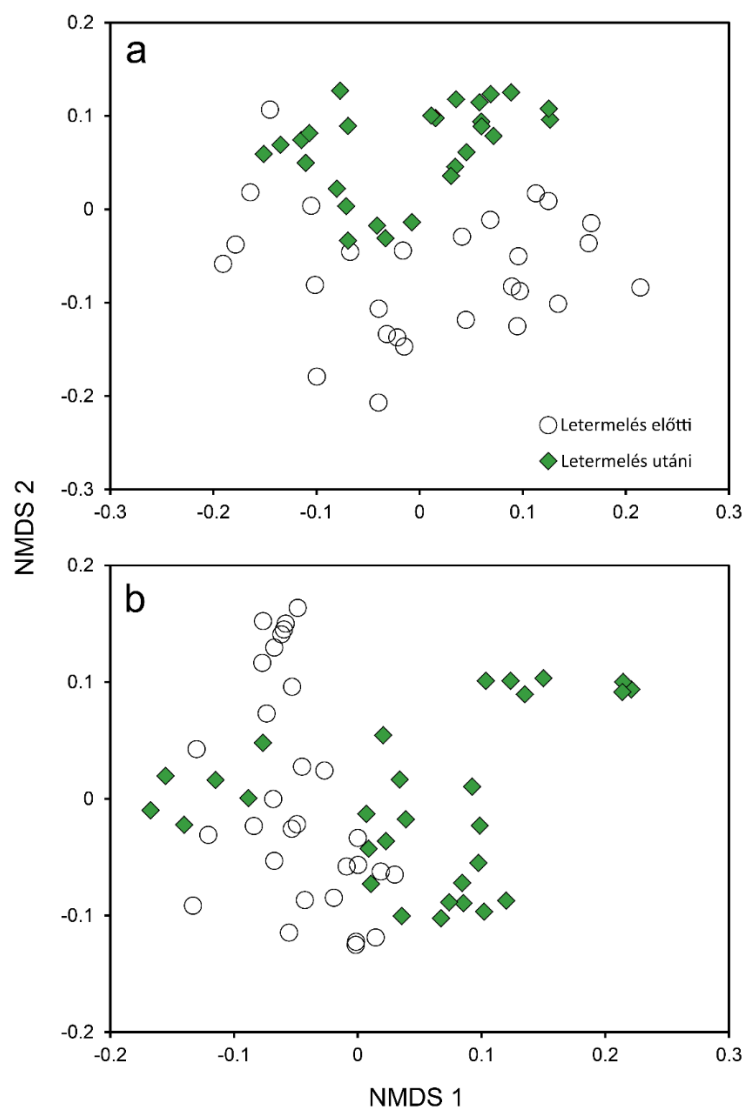
5.2.1. Eredmények I. (Az intenzív fakitermelés hatása a töbrök mikrorefúgium jellegére a Mecsek hegységben)

A töbröket borító erdők fájnak letermelése előtt öt diagnosztikus fajt (1 tölgyes faj és 4 bükkös és szurdokerdei faj), míg letermelésük után 15 (6 tölgyes faj, 3 bükkös és szurdokerdei faj, és 6 zavarástűrő faj) diagnosztikus fajt találtunk (8. táblázat).

8. táblázat: A töbrök diagnosztikus fajai letermelés előtti (A) és letermelés utáni (B) állapotukban ($p < 0,05$). Az egyes kategóriákon belül a fajok phi (Φ) értékeik szerinti növekvő sorrendben szerepelnek. Az zárójeleken belüli betűk a funkcionális csoportokat jelölik a következő módon: (a) tölgyes fajok, (b) bükkös és szurdokerdei fajok, (c) zavarástűrő fajok.

	A	B
Letermelés előtt		
<i>Galium odoratum</i> (b)	0,28	
<i>Mercurialis perennis</i> (b)	0,28	
<i>Veronica montana</i> (b)	0,33	
<i>Lamium galeobdolon</i> s.l. (b)	0,37	
<i>Hedera helix</i> (a)	0,47	
Letermelés után		
<i>Quercus petraea</i> (a)		0,19
<i>Melica uniflora</i> (a)		0,20
<i>Athyrium filix-femina</i> (b)		0,21
<i>Lactuca muralis</i> (a)		0,21
<i>Salix caprea</i> (c)		0,21
<i>Tilia tomentosa</i> (a)		0,21
<i>Veronica chamaedrys</i> (a)		0,21
<i>Hypericum hirsutum</i> (c)		0,23
<i>Quercus cerris</i> (a)		0,23
<i>Stenactis annua</i> (c)		0,24
<i>Carex sylvatica</i> (b)		0,27
<i>Calamagrostis epigejos</i> (c)		0,34
<i>Carpinus betulus</i> (b)		0,35
<i>Rubus hirtus</i> agg. (c)		0,42
<i>Urtica dioica</i> (c)		0,42

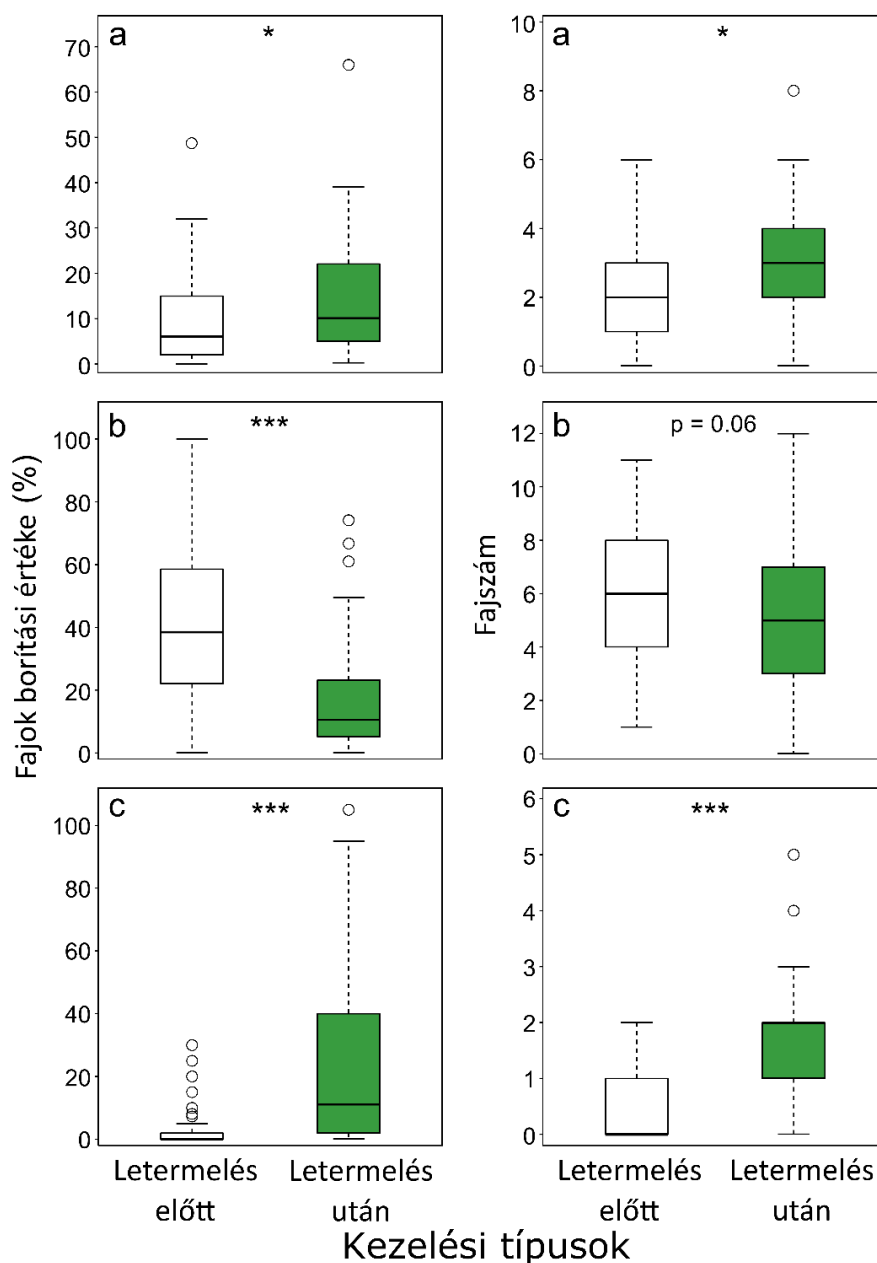
Az NMDS ordináció kimutatta, hogy a legtöbb mintavételi hely növényzeti struktúrája jelentősen eltért a letermelések előtti és utáni állapotok között mindkét töbör esetén (**8. ábra**). Ezen eltérés, mindkét töbör esetén, statisztikailag is szignifikáns volt (PERMANOVA, $p < 0,001$).



8. ábra: Nem metrikus többdimenziós (NMDS) skálázás (borítási értékekkel és Bray-Curtis index alapján) eredménye az 1-es dolina (a) és a 2-es dolina (b) növényzeti szerkezetének letermelés előtti és utáni állapotában.

Mind a tölgyes (pl. indás infű (*Ajuga reptans*), illatos hunyor (*Helleborus odoratus*) és a szúrós csodabogyó (*Ruscus aculeatus*)), mind pedig a zavarástűrő fajok (pl. a nadragulya (*Atropa belladonna*), amerikai keresztlapu (*Erechtites hieracifolia*) és a bojtorjános tuskemag (*Torilis japonica*)) száma és borítása is jelentősen megnőtt a töbrökben a letermelés

után ($p < 0,001$ és $p < 0,05$). Emellett megfigyelhető volt még a bükkerdei és szurdokerdei fajok (pl. erdei varázslófű (*Circaea lutetiana*), orvosi tüdőfű (*Pulmonaria officinalis*) és lónyelvű csodabogyó (*Ruscus hypoglossum*)) számának és borításának csökkenése is a töbrök növényzetében, azok fáinak letermelése után ($p < 0,001$ és $p = 0,06$) (9. ábra).



9. ábra: Az egyes funkcionális csoportok borítási értékeinek és fajszámainak összehasonlítása a két dolina letermelése előtti és utáni állapotai között. A statisztikailag szignifikáns különbségeket csillagokkal jelöltük (* $p < 0,05$; *** $p < 0,001$). Funkcionális csoportok: a: tölgyes fajok, b: bükkös és szurdokerdei fajok és c: zavarástűrő fajok.

5.2.2. Eredmények II. (Antropogén eredetű zavarások hatása a török fajmegőrző képességére)

Összesen 383 különböző növényfajt jegyeztünk fel az 1263 kvadrátban. Ebből 119 faj fordult elő a Kras töbreiben és platóin (61 a Z1-ben, 75 a Z2-ben, 70 a Z3-ban, és 51 a Z1R-ben), 78 a Mecsek töbreiben és platóin (42 a Z1-ben, 49 a Z2-ben, 24 a Z3-ban, és 49 a Z1R-ben), 126 a Bükk erdős töbreiben és az azokat körülölelő erdős platókon (36 a Z1-ben, 105 a Z2-ben, és 61 a Z1R-ben), és 229 a Bükk gyepes töbreiben és az azokat körülölelő gyepes platókon (127 a Z1-ben, 145 a Z2-ben, 120 a Z3-ban, és 143 a Z1R-ben).

Az átlagos kvadrátonkénti fajszám (átlagos fajszám \pm szórás) eltért az egyes vizsgálati területek és az egyes zavarási csoportok között is. A Krasban a Z1-es török kvadrátonkénti átlagos fajszáma $8,5 \pm 0,4$, a Z2-es töröké $8,1 \pm 0,4$, a Z3-as töröké $7,8 \pm 0,2$ volt. A Krason vizsgált platók (Z1R) $6,0 \pm 0,2$ -es átlagos kvadrátonkénti fajszámot mutattak. A Mecsek esetében a Z1-es török kvadrátonkénti átlagos fajszáma $5,6 \pm 0,3$, a Z2-es töröké $3,9 \pm 0,2$, míg a Z3-as töröké $2,2 \pm 0,2$ volt. A platók (Z1R) kvadrátonkénti átlagos fajszáma $7,3 \pm 0,3$ volt. A bükki erdős török esetén a Z1-es csoportba tartozó török kvadrátonkénti fajszáma $5,7 \pm 0,3$, a Z2-es csoportba tartozó töröké $12,3 \pm 0,5$ volt. A platók (Z1R) $7,3 \pm 0,3$ kvadrátonként fajszámot mutattak. A gyepes bükki töröknél a Z1-es török $15,8 \pm 0,7$, a Z2-es török $20,2 \pm 0,5$, míg a Z3-as török $14,0 \pm 0,7$ kvadrátonkénti fajszámmal rendelkeztek. Az itt felvételezett platók (Z1R) kvadrátonkénti fajszáma $20,1 \pm 0,5$ volt.

Tizenöt diagnosztikus fajt találtunk a természetközeli dolinák (Z1) és a referencia platók (Z1R) között a Kras esetében. Ez a szám a mecseki összehasonlítás esetén 9, a bükki erdős török és referenciájuk esetén 9, míg a bükki gyepes török és referenciájuk esetén 32 volt. A különböző zavarási csoportok (Z1, Z2 és Z3) diagnosztikus fajainak száma régióként és töbrötípusonként is eltérő volt. A Krason végzett vizsgálat esetén 6, a mecseki vizsgálat esetén 10, a Bükk erdős töbrei esetén 21, míg a bükki gyepes török esetén 54 ilyen fajt azonosítottunk.

Míg a Krason vizsgált természetközeli törökre (Z1) jellemző diagnosztikus fajok mind hideg-adaptált, nedves élőhelyet indikáló, vagy természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságúnak tekintett fajok voltak, addig a referencia platók (Z1R) diagnosztikus fajai közül e fajok teljes mértékben hiányoztak (**9. táblázat**).

9. táblázat: Az egyes mintavételi helyek (Z1: természetközeli dolinák Z2: közepesen zavart növényzetű töbrök, Z3: erősen zavart növényzetű töbrök és Z1R: referencia plató) diagnosztikus fajainak táblázata a Kras (Szlovénia) esetén. A táblázatokban a fajok csökkenő ϕ (Φ) értékekkel felsorolva. A táblázatban a hideg-adaptált fajok fidelitás értékeit félkövérrel kiemeltük. A nem diagnosztikus fajok kiszűrésére Fisher-egzakt tesztet végeztünk ($p < 0,001$).

	Z1	Z1R	
<i>Asarum europaeum</i>	68,1	–	
<i>Lactuca muralis</i>	43,4	–	
<i>Moehringia muscosa</i>	39,2	–	
<i>Primula vulgaris</i>	39,2	–	
<i>Viola reichenbachiana</i>	39,2	–	
<i>Symphytum tuberosum</i>	36,7	–	
<i>Hepatica nobilis</i>	33,3	–	
<i>Campanula trachelium</i>	31,8	–	
<i>Corylus avellana</i>	27,3	–	
<i>Carex digitata</i>	26,7	–	
<i>Geranium robertianum</i>	26,7	–	
<i>Brachypodium pinnatum</i>	–	63,8	
<i>Dictamnus albus</i>	–	36,3	
<i>Prunus spinosa</i>	–	29,1	
<i>Sesleria autumnalis</i>	–	29,0	
	Z1	Z2	Z3
<i>Carex digitata</i>	30,5	–	–
<i>Symphytum tuberosum</i>	29,8	–	–
<i>Moehringia muscosa</i>	26,9	–	–
<i>Convallaria majalis^{hc}</i>	–	–	34,6
<i>Hedera helix</i>	–	–	34,0
<i>Veronica chamaedrys</i>	–	–	25,2

Rövidítések: hc: természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú faj

A mecseki töbrök esetén a természetközeli töbrök (Z1) összes diagnosztikus faja hideg-adaptált és/vagy nedves élőhelyet indikáló faj volt. Ezzel szemben ilyen faj a referencia platók (Z1R) és a közepesen zavart növényzetű (Z2) töbrök diagnosztikus fajaiból mindössze 1 volt. Az erősen zavart töbrök (Z3) esetén egy diagnosztikus fajt sikerült azonosítani (10. táblázat).

10. táblázat: Az egyes mintavételi helyek (Z1: természetközeli dolinák Z2: közepesen zavart növényzetű töbrök, Z3: erősen zavart növényzetű töbrök és Z1R: referencia plató) diagnosztikus fajainak táblázata a Mecsek (Magyarország) esetén. A táblázatokban a fajok csökkenő phi (Φ) értékekkel felsorolva. A táblázatban a hideg-adaptált fajok fidelitás értékeit félkövérrel kiemeltük. A nem diagnosztikus fajok kiszűrésére Fisher-egzakt tesztet végeztünk ($p < 0,001$).

	Z1	Z1R	
<i>Lamium galeobdolon</i> s.l.	52,3	–	
<i>Mercurialis perennis</i>	48,0	–	
<i>Pulmonaria officinalis</i>	27,8	–	
<i>Veronica montana</i>	26,8	–	
<i>Melica uniflora</i>	–	67,9	
<i>Stellaria holostea</i>	–	45,5	
<i>Carex pilosa</i>	–	36,6	
<i>Dactylis glomerata</i>	–	34,5	
<i>Alliaria petiolata</i>	–	23,6	
	Z1	Z2	Z3
<i>Mercurialis perennis</i>	66,0	–	–
<i>Hepatica nobilis</i> ^{hc}	35,5	–	–
<i>Galium odoratum</i>	34,0	–	–
<i>Lamium galeobdolon</i> s.l.	31,9	–	–
<i>Pulmonaria officinalis</i>	22,9	–	–
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	21,7	–	–
<i>Rubus proietus</i> agg.	–	34,9	–
<i>Carex pilosa</i>	–	21,9	–
<i>Melica uniflora</i>	–	21,4	–
<i>Hedera helix</i>	–	–	22,9

Rövidítések: hc: természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú faj

A bükki erdős töbrök esetén a legtöbb diagnosztikus fajjal a közepesen zavart (Z2) töbrök rendelkeztek, míg a legkevesebbel a referencia platók (Z1R) erdei. A természetközeli (Z1) és közepesen zavart (Z2) töbrök esetén számos hideg-adaptált, nedves élőhelyet indikáló, vagy természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú diagnosztikus fajt azonosítottunk (**11. táblázat**).

11. táblázat: Az egyes mintavételi helyek (Z1: természetközeli dolinák Z2: közepesen zavart növényzetű töbrök, Z3: erősen zavart növényzetű töbrök és Z1R: referencia plató) diagnosztikus fajainak táblázata a bükki erdős élőhelyek (Magyarország) esetén. A táblázatokban a fajok csökkenő phi (Φ) értékekkel felsorolva. A táblázatban a hideg-adaptált fajok fidelitás értékeit félkövérrel kiemeltük. A nem diagnosztikus fajok kiszűrésére Fisher-egzakt tesztet végeztünk ($p < 0,001$).

	Z1	Z1R
<i>Impatiens noli-tangere</i>	50,9	–
<i>Urtica dioica</i>	33,1	–
<i>Circaea lutetiana</i>	27,3	–
<i>Lunaria rediviva</i> ^{hc}	27,1	–
<i>Anthriscus nitida</i> ^{hc}	26,1	–
<i>Viola reichenbachiana</i>	–	43,3
<i>Oxalis acetosella</i>	–	43,2
<i>Stellaria holostea</i>	–	42,6
<i>Lactuca muralis</i>	–	36,8
	Z1	Z2
<i>Sanicula europaea</i>	35,4	–
<i>Galium odoratum</i>	35,1	–
<i>Circaea lutetiana</i>	32,8	–
<i>Lunaria rediviva</i> ^{hc}	29,1	–
<i>Anthriscus nitida</i> ^{hc}	26,2	–
<i>Lamium galeobdolon</i> s.l.	25,5	–
<i>Milium effusum</i>	–	62,9
<i>Oxalis acetosella</i>	–	45,7
<i>Rubus idaeus</i>	–	44,0
<i>Lonicera xylosteum</i>	–	39,6
<i>Ajuga reptans</i>	–	35,5
<i>Elymus caninus</i>	–	33,2
<i>Dryopteris carthusiana</i> ^{hc}	–	32,8
<i>Senecio ovatus</i>	–	32,2
<i>Fragaria vesca</i>	–	31,0
<i>Asarum europaeum</i>	–	30,6
<i>Cruciata glabra</i>	–	29,3
<i>Stellaria holostea</i>	–	29,0
<i>Lactuca muralis</i>	–	26,9
<i>Ribes uva-crispa</i>	–	25,0
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	–	24,6

Rövidítések: hc: természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú faj

Bár a gyepes töbrök vizsgálata esetén a referencia gyep (Z1R) több diagnosztikus fajjal rendelkeztek, mint a természetközeli gyepes töbrök (Z1), ezek egyike sem volt hideg-adaptált, nedves élőhelyet indikáló, vagy természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú faj. E fajok legnagyobb számban a természetközeli töbrökben, míg legalacsonyabb számban az erősen zavart töbrökben fordultak elő (**12. táblázat**).

12. táblázat: Az egyes mintavételi helyek (Z1: természetközeli dolinák Z2: közepesen zavart növényzetű töbrök, Z3: erősen zavart növényzetű töbrök és Z1R: referencia plató) diagnosztikus fajainak táblázata a bükki gyepes élőhelyek (Magyarország) esetén. A táblázatokban a fajok csökkenő ϕ (Φ) értékekkel felsorolva. A táblázatban a hideg-adaptált fajok fidelitás értékeit félkövérrel kiemeltük. A nem diagnosztikus fajok kiszűrésére Fisher-egzakt tesztet végeztünk ($p < 0,001$).

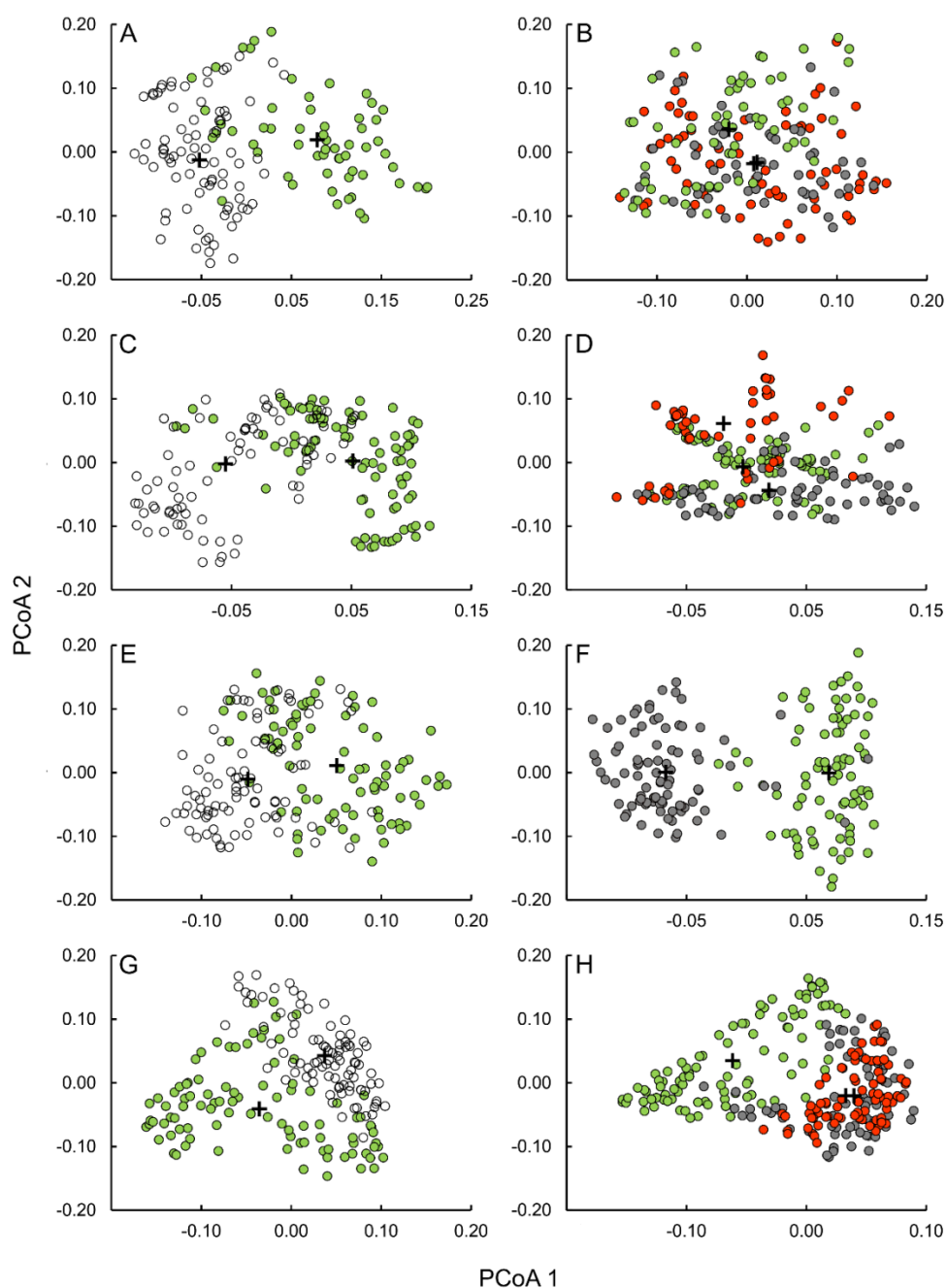
	Z1	Z1R
<i>Iris sibirica</i> ^{hc}	52,7	–
<i>Molinia caerulea</i>	41,0	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	40,2	–
<i>Aconitum variegatum</i> ^{hc}	39,7	–
<i>Filipendula ulmaria</i>	35,1	–
<i>Luzula luzuloides</i>	31,7	–
<i>Peucedanum palustre</i> ^{hc}	30,2	–
<i>Waldsteinia geoides</i>	29,2	–
<i>Euphorbia lucida</i>	28,7	–
<i>Sedum maximum</i>	25,2	–
<i>Geranium palustre</i> ^{hc}	24,7	–
<i>Potentilla erecta</i>	24,6	–
<i>Carex filiformis</i>	–	59,0
<i>Hypericum perforatum</i>	–	46,1
<i>Galium verum</i>	–	45,1
<i>Veronica chamaedrys</i>	–	38,3
<i>Fragaria viridis</i>	–	37,8
<i>Briza media</i>	–	37,0
<i>Primula veris</i>	–	35,7
<i>Festuca rubra</i>	–	32,9
<i>Helictotrichon pubescens</i>	–	31,5
<i>Helianthemum ovatum</i>	–	30,8
<i>Koeleria pyramidata</i>	–	29,9
<i>Festuca rupicola</i>	–	29,5
<i>Poa pratensis</i> s.l.	–	28,4

<i>Viola hirta</i>	–	27,6	
<i>Dactylis glomerata</i>	–	27,5	
<i>Thymus pulegioides</i> subsp. <i>pannonicus</i>	–	27,1	
<i>Pimpinella saxifraga</i>	–	26,3	
<i>Trifolium medium</i>	–	25,3	
<i>Asperula cynanchica</i>	–	24,9	
<i>Carex hirta</i>	–	24,0	
	Z1	Z2	Z3
<i>Iris sibirica</i> ^{hc}	68,5	–	–
<i>Brachypodium pinnatum</i>	51,3	–	–
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	47,6	–	–
<i>Geranium sanguineum</i>	46,9	–	–
<i>Seseli libanotis</i>	45,0	–	–
<i>Molinia caerulea</i>	43,8	–	–
<i>Stachys officinalis</i>	43,2	–	–
<i>Aconitum variegatum</i> ^{hc}	42,9	–	–
<i>Filipendula ulmaria</i>	39,8	–	–
<i>Centaurea phrygia</i> subsp. <i>indurata</i>	38,8	–	–
<i>Filipendula vulgaris</i>	33,3	–	–
<i>Waldsteinia geoides</i>	33,3	–	–
<i>Iris variegata</i> ^{hc}	32,1	–	–
<i>Peucedanum palustre</i> ^{hc}	32,0	–	–
<i>Euphorbia lucida</i>	31,6	–	–
<i>Luzula luzuloides</i>	29,7	–	–
<i>Stellaria graminea</i>	28,4	–	–
<i>Helictotrichon alpinum</i>	27,4	–	–
<i>Anemone sylvestris</i> ^{hc}	26,9	–	–
<i>Primula elatior</i> ^{hc}	25,5	–	–
<i>Cirsium pannonicum</i>	24,6	–	–
<i>Carex divulsa</i>	24,4	–	–
<i>Geranium palustre</i> ^{hc}	23,3	–	–
<i>Centaurea scabiosa</i> subsp. <i>sadleriana</i> ^{hc}	22,8	–	–
<i>Succisa pratensis</i>	22,4	–	–
<i>Sedum maximum</i>	21,7	–	–
<i>Pimpinella saxifraga</i>	–	55,5	–
<i>Hypericum perforatum</i>	–	48,1	–
<i>Allium scorodoprasum</i>	–	44,8	–
<i>Poa pratensis</i> s.l.	–	39,1	–
<i>Vicia sepium</i>	–	38,4	–
<i>Dactylis glomerata</i>	–	37,2	–
<i>Achillea collina</i>	–	35,2	–
<i>Carex pallescens</i>	–	31,5	–
<i>Festuca pratensis</i>	–	29,6	–

<i>Carex filiformis</i>	–	29,4	–
<i>Alchemilla monticola</i> ^{hc}	–	28,4	–
<i>Rumex acetosa</i>	–	28,2	–
<i>Trifolium medium</i>	–	27,5	–
<i>Convolvulus arvensis</i>	–	26,5	–
<i>Ranunculus polyanthemos</i>	–	25,0	–
<i>Galium boreale</i>	–	24,2	–
<i>Hypochaeris maculata</i>	–	24,2	–
<i>Potentilla erecta</i>	–	23,9	–
<i>Galium verum</i>	–	23,1	–
<i>Cirsium eriophorum</i>	–	23,0	–
<i>Lotus corniculatus</i>	–	22,2	–
<i>Calamagrostis epigejos</i>	–	–	72,1
<i>Bromus erectus</i>	–	–	32,4
<i>Rhamnus cathartica</i>	–	–	31,8
<i>Cardamine pratensis</i>	–	–	29,5
<i>Euphorbia salicifolia</i>	–	–	29,5
<i>Sanguisorba minor</i>	–	–	27,5
<i>Vicia sativa</i> subsp. <i>nigra</i>	–	–	26,2

Rövidítések: hc: természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú faj

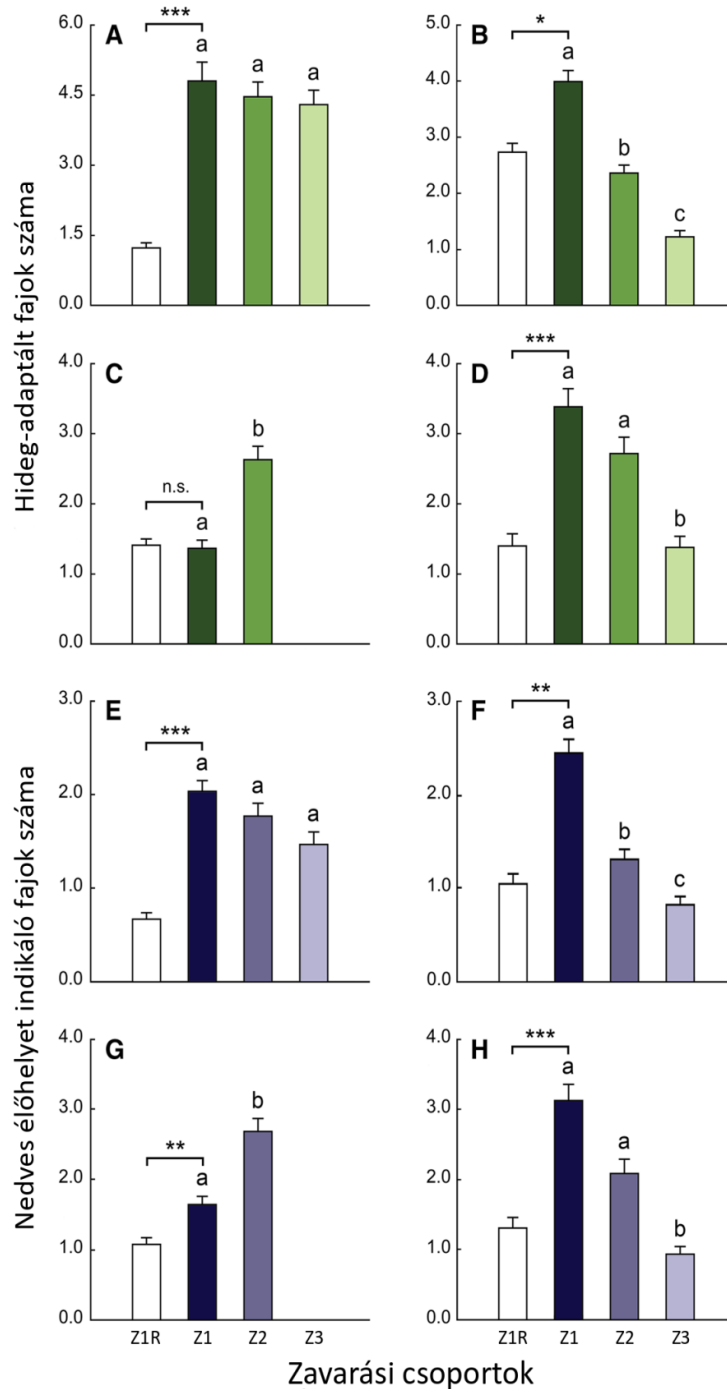
A természetközeli töbrök és a platók növényzeti összetétele minden vizsgálati területen jelentős eltérést mutatott a főkoordináta analízis első tengelye alapján, mely statisztikailag is szignifikáns volt (ANOSIM, $0,23 < R < 0,45$, $p < 0,001$). A különböző zavarási csoportokba (Z1, Z2 és Z3) tartozó töbrök fajösszetétele is jelentős különbségeket mutatott a legtöbb vizsgálati helyszínen ($0,08 < R < 0,52$, $p < 0,001$). Az egyedüli kivételt a Kras közepesen és erősen zavart töbreinek növényzeti kompozíciója jelentette, melyek között nem lehetett szignifikáns különbséget kimutatni ($R = 0,02$, $p = 0,220$) (**10. ábra**).



10. ábra: A Kras (a, b), Mecsek (c, d), bükki erdős (e, f) és bükki gyepes (g, h) töbrök főkoordináta analízise (PCoA). A különböző színek a különböző zavarási csoportokba sorolt töbrök és a referencia platók mintavételi pontjainak növényzeti struktúráját mutatják a két főtengely mentén (zöld: Z1, természetközeli töbrök, szürke: Z2, közepesen zavart növényzetű töbrök, piros: Z3, erősen zavart növényzetű töbrök és fehér: Z1R, referencia platók). A keresztek az egyes csoportok centroidjait jelölik (a bal oldali oszlopban a természetközeli töbrök és a referencia platók, míg a jobb oldali oszlopban az egyes zavarási csoportok összehasonlítása látható).

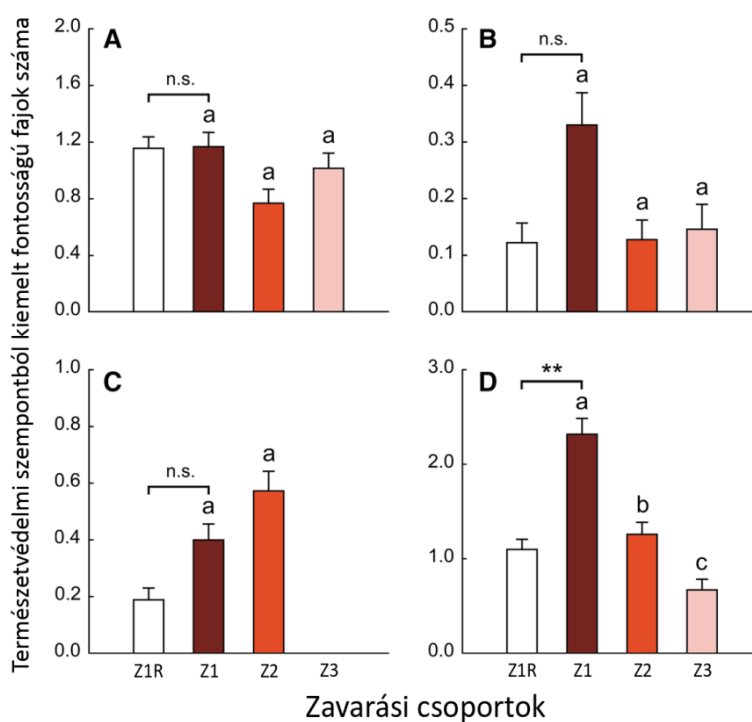
A hideg-adaptált fajok jelentősen magasabb számban fordultak elő minden természetközeli töbrő (Z1) növényzetében, mint az őket körülvevő referencia platók (Z1R) növényzetében. Ez alól egyedül a Bükk erdős töbrei és azok referenciái képeztek kivételt ($z = 0,05$, $p = 0,960$) (**11. ábra**). Összességében nem lehetett egyértelmű, általánosítható mintázatot felfedezni a hideg-adaptált fajok és a zavarási csoportok összefüggésében minden vizsgálati helyszín figyelembe vételével (**11. ábra**). A Kras esetében nem kaptunk szignifikáns különbséget a zavarási típusok között. A Mecsekben a természetközeli töbrök jelentősen több hideg-adaptált fajt tartalmaztak, mint a közepesen ($z = -3,38$, $p < 0,001$) és erősen zavart töbrök ($z = -6,90$, $p < 0,001$), és a közepesen zavart töbrök növényzetében is jóval magasabb számban jelentek meg e fajok, mint az erősen zavart töbrök esetén ($z = -3,68$, $p < 0,001$). A bükki erdős töbrök esetén a közepesen zavart töbrök jelentősen több hideg-adaptált fajjal rendelkeztek, mint a természetközeli töbrök ($z = -2,35$, $p < 0,05$). A bükki gyepes töbrök hideg-adaptált fajainak összehasonlítása kimutatta, hogy a természetközeli és közepesen zavart töbrök több hideg-adaptált fajt őriznek, mint az erősen zavart töbrök ($z = -2,89$, $p < 0,01$, és $z = -2,35$, $p < 0,05$).

Bár a hideg-adaptált és nedves élőhelyet indikáló fajok összetétele jelentősen eltért egymástól minden vizsgálati terület esetén, eloszlásuk nagyon hasonló mintázatot mutatott a különböző zavartságú töbrökben (**11. ábra**). Egyedül a bükki erdős terület jelentett e mintázatbeli hasonlóság alól kivételt, ahol a nedves élőhelyet indikáló fajok szignifikánsan nagyobb számban fordultak elő a természetközeli töbrökben, mint a referencia platókon ($z = -3,01$, $p < 0,01$), szemben a hideg-adaptált fajokkal, melyek e két élőhely esetén nem mutattak jelentős eltérést (**11. ábra**).



11. ábra: A hideg-adaptált (a-d) és nedves élőhelyet indikáló (e-h) növényfajok átlagos száma (átlag + SE) a töbrökben (Z1: természetközeli, Z2: közepesen zavarott növényzetű és Z3: erősen zavarott növényzetű) valamint a platókon (Z1R:). Kras (a, e), Mecsek (b, f), bükki erdős töbrök (c, g) és bükki gyepes töbrök (d, h). A csillagok a természetközeli töbrök és platók közötti statisztikailag szignifikáns eltéréseket (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$; és *** $p < 0,001$), míg a diagramok feletti kisbetűk (a–c) a különböző zavarási csoportba tartozó töbrök közötti eltéréseket szemléltetik ($p < 0,005$).

A természetközeli töbrök növényzetében (Z1) általában több természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú faj volt megfigyelhető, mint a referencia platókon (Z1R). Statisztikailag szignifikáns különbség ezen összehasonlítás esetén csak a bükki gyepes töbrök és azok referencia platóinak összevetése esetén volt kimutatható ($z = -2,99$, $p < 0,01$). Emellett ez volt az egyetlen olyan vizsgálati helyszín, ahol az egyes zavarási csoportok között is statisztikailag szignifikáns különbségek adódtak a természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajok tekintetében. A legnagyobb számban e fajok a természetközeli töbrökben fordultak elő [összevetve a Z2 töbrökkel ($z = -1,95$, $p = 0,05$), míg a Z3 töbrökkel ($z = -4,03$, $p < 0,001$)]. Emellett a közepesen zavarott töbrök is több természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajt hordoztak, mint az erősen zavarott töbrök ($z = -2,13$, $p < 0,05$) (12. ábra).



12. ábra: A természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú növényfajok átlagos száma (átlag + SE) a töbrökben (Z1: természetközeli, Z2: közepesen zavarott növényzetű és Z3: erősen zavarott növényzetű) valamint a platókon (Z1R:). Kras (a, e), Mecsek (b, f), bükki erdős töbrök (c, g) és bükki gyepes töbrök (d, h). A csillagok a természetközeli töbrök és platók közötti statisztikailag szignifikáns eltéréseket (* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$; és *** $p < 0,001$), míg az eltérő kisbetűk (a–c) a különböző zavarási csoportba tartozó töbrök közötti eltéréseket szemléltetik ($p < 0,005$).

6. Eredmények megvitatása

6.1. A Körös és Maros töltésein kialakult másodlagos növényzet vizsgálata

6.1.1. Töltésoldalak szerepe a táj biológiai sokszínűségének megőrzésében

Vizsgálataink kimutatták, hogy szignifikánsan magasabb diverzitás értékekkel jellemezhető a töltések másodlagos növényzete, a tájban előforduló természetközeli élőhelyekhez képest. A diagnosztikus fajok alapján azonban láthatjuk, hogy a töltések növényzetében meghatározó szerep jut az élőhelyközömbös fajoknak (e fajok többsége gyom- vagy idegenhonos fajnak tekinthető a magyar flórában). Ennek oka több különböző folyamatra, illetve ezek együttes hatására vezethető vissza.

A vizsgálatban szereplő töltésoldalak a 18. és 20. században lettek kialakítva (Bátori és mtsai. 2016). Bár a töltésoldalakot bevetették fűmagkeverékekkel kialakításuk után, a tájban jelentős mennyiségben jelenlévő gyom- és idegenhonos fajoknak így is lehetett lehetősége ezen élőhelyek kolonizálásra (Egler 1954; Grime 1998). A folyók árterein az idegenhonos fajoknak és a gyomfajoknak jelentős populációi találhatók, melyek fennmaradását egyrészt a folyó által más területekről ide szállított szaporító képletek, másrészt az ártér állandó (természetes és antropogén eredetű) zavarása biztosítja (Bátori és mtsai. 2016). E populációk kiváló források lehetnek a töltésoldalak kolonizálásához, annak akár kismértékű felnyílása esetén is. A töltésoldalakon végzett felújítási munkálatok, a töltéseken kialakított szervíz utak és egyéb, a töltésekhez telepített áradást figyelő és szabályzó építmények és azok kezelése, karbantartása mind nyílt felszíneket alakítanak a ki időről-időre a töltések növényzetében, melyek potenciálisan alkalmas élőhelyeket jelenthetnek a tájban jelen lévő gyom- és idegenhonos fajoknak. Mindemelllett, a Maros és a Körös töltésoldalai kiterjedt agrártájban találhatóak. E tájak a folyamatos művelés és egyéb zavarási tényezők miatt bővelkednek gyom- és idegenhonos fajokban, melyek szintén kiváló forráspopulációt képezhetnek a töltésoldalon kialakult felnyílt felszínek kolonizálására (vö.: Theoharides and Dukes 2007).

Bár az élőhelyközömbös fajok nagy száma jelentősen növelte a Shannon diverzitás értékeit a töltésoldalakon, e fajok nem növelték érdemben a töltésoldalak funkcionális diverzitását, mivel egymáshoz nagyon hasonló jellegekkel rendelkeztek. Ezt a funkcionális diverzitás elemzés eredménye jól szemléltette, mely nem mutatott különbséget a másodlagos

és természetközeli élőhelyek összehasonlítása esetén. E fajok általában egynyári efemerekként találhatók meg az élőhelyek flórájában, mely jól magyarázza az egynyári egyszikűek és kétszikűek erős korreláltságát a töltésoldalakkal. E jelenséget a szakirodalom pszeudo-diverzitásként („látszólagos változatosság”) említi.

Korábbi tanulmányok kimutatták, hogy a zavarás erőteljes hatással lehet az egyes élőhelyek filogenetikai diverzitására (Dinnage 2009; Turley és Brudvig 2016; Barak és mtsai. 2017). Barak és mtsai. (2017) vizsgálatai igazolták, hogy azon prérík, melyeket zavarás után magkeverékek vetésével próbáltak helyreállítani, alacsonyabb filogenetikai diverzitással rendelkeztek, mint azok, melyeket természetes állapotukban megőriztek. A magvetéssel helyreállított prérík MNTD és MPD értékei jelentősen kisebb filogenetikai távolságokat mutattak ki az ott megjelenő növényfajok között, mint a természetes élőhelyeken előforduló fajok esetében. Turley és Brudvig (2016) kimutatták, hogy a korábban földművelés alatt álló, ma már természetközeli állapotban lévő élőhelyek filogenetikai diverzitása jelentősen alacsonyabb, mint azoké, melyeket soha nem szántottak fel. Helmus és mtsai. (2013) igazolták, hogy a tavakban okozott zavarás a zooplankton közösségben taxon csoportosulást idéz elő, melynek következtében az élőhely filogenetikai diverzitása is csökken.

A filogenetikai mintázatok ilyen jellegű változásai az „environmental filtering” és a „limiting similarity” elvei alapján értelmezhetők. A zavarások csökkenthetik ugyanazon élőhelyen előforduló fajok közötti kompetíciót, és elősegíthetik az olyan taxonok együttes előfordulását is, melyek hasonló élőhelyigényekkel rendelkeznek (ezek általában közelrokon taxonok) (Dinnage 2009). Ennek oka lehet, hogy e taxonok őse olyan tulajdonsággal rendelkezett, mely segítheti a túlélését az adott hatás mellett is. Így ezen az élőhelyen egymáshoz leszármazástaniilag közel álló taxoncsoportok figyelhetők meg, csökkentve az élőhely filogenetikai diverzitását.

Az ember által előidézett zavarás filogenetikai diverzitásra gyakorolt hatása jól nyomon követhető volt az általunk vizsgált élőhelyek esetében is. Az átlagos legközelebbi taxon távolság mérések alapján szignifikánsan alacsonyabb filogenetikai diverzitási értékeket tudtunk kimutatni a töltésoldalak esetén mindkét (töltések félszáraz gyepei – löszgyepek, töltések mocsárrétjei – természetközeli mocsárrétek) összehasonlításban.

Eredményeink alátámasztották az elmúlt évek kutatásainak azon következtetéseit, melyek szerint egy élőhely természetes változatosság megőrzésében betöltött szerepe nem meghatározható csupán faj alapú mérőszámok segítségével. Ennek oka az, hogy e metrikák az egymáshoz hasonló fajok tulajdonságaiban fellelhető jelentős mértékű átfedéseket (melyek

általában nem növelik az élőhely biológiai sokszínűségét) nem veszik figyelembe (Díaz és Cabido 2001; Petchey és Gaston 2006; Schleuter és mtsai. 2010; Kelemen és mtsai. 2017). Bár a Shannon diverzitás jelentősen magasabb volt a másodlagos élőhelyek esetében, ám a funkcionális diverzitás alapján az összehasonlított másodlagos és természetközeli élőhelyek már nem mutattak különbségeket, s a filogenetikai diverzitása mindkét másodlagos élőhelynek alacsonyabb volt, mint a természetközeli élőhelyeknek. A másodlagos élőhelyek jelentősen magasabb Shannon diverzitását a funkciójukban igen hasonló, és filogenetikailag is erőteljesen csoportosuló, élőhelyközömbös fajok tömeges jelenléte okozta. Eredményeink alapján mi is javasoljuk, hogy a funkcionális és filogenetikai diverzitás mérőszámait a faj alapú diverzitási indexekkel együtt alkalmazva vizsgáljuk az élőhelyeket, hogy azok állapotáról pontos és precíz képet alkothassunk.

Az egyes jellegek közösségi súlyozott átlagait használtuk az élőhely környezeti tulajdonságainak és ökoszisztéma szolgáltatásainak vizsgálatára. Azok a fajok, melyek magas fajlagos levélfelülettel rendelkeznek, jobban reagálhatnak a környezeti változásokra, mivel a fotoszintézisük hatékonyabb és gyors növekedésre képesek (Westoby 1998; Kelemen és mtsai. 2016). E fajok jóval sikeresebbek lehetnek olyan élőhelyeken, ahol a folytonos és erőteljes zavarás következtében az élőhely stabilitása csökken. Erre utalhat szignifikánsan magasabb arányuk a töltésoldalakon, a természetközeli élőhelyekhez viszonyítva. A növényi jellegek eloszlásából néhány ökoszisztéma szolgáltatás minőségére is következtetni tudunk. A gyepek egyik legjelentősebb ilyen szolgáltatása a szénatermelés. A szén mennyisége gyakran mutat pozitív összefüggést az élőhelyen előforduló növények magasságával, melyből kiindulva megállapíthatjuk, hogy a töltésoldalak másodlagos mocsárrétegeiről nagyobb mennyiségű szén termelhető le, mint a természetközeli mocsárrétegekről (vö.: Bátori és mtsai. 2016). Ennek elsődleges oka, hogy a töltésoldalakra vetett fűmagkeverékekben franciaperje és réti csenkesz is előfordult, így mára ezek az igen magasra növő fűfajok dominálják ezeket a gyepeket, míg a természetközeli mocsárrétegekben az alacsonyabb termetű réti ecsetpázsit a domináns fűfaj. A növényevő állatok előnyben részesítik azt a szénát, mely magasabb tápanyagtartalmú. E jelleg általában véve pozitívan korrelál a növények fajlagos levélfelületével (Moretto and Distel 1997; Bullock és mtsai. 2001; Mladek és mtsai. 2013), mely következtében a töltésoldalon nem csak nagyobb a letermelhető szén mennyisége, de az jobb minőségű is legelő állatok számára. A másodlagos élőhelyeken kialakult, hosszabb virágzási periódus kedvez a táj pollinátor közösségei és pollenfogyasztó rovarjai számára, így elősegítve e (mezőgazdasági szempontból is) kiemelten fontos élőlények fenntartását az

agrártájban. Mindemellett az élő egy- és kétszikűek elterjesztése, melyek erőteljes negatív összefüggést mutattak a töltésoldalak másodlagos gyepeivel, hozzájárulhatna a tájban fellelhető pollinátorok és pollenfogyasztók sokszínűségének további növeléséhez (v.ö.: Carreck és Williams 2002, Carvell és mtsai. 2006).

6.1.2. Természetvédelmi szempontú javaslatok a töltésoldalak kezeléséhez

A folyók töltéseinek másodlagos gyepei kiemelt szerepet játszhatnak a jövőben a löszgyepi illetve mocsárréti fajok megőrzésében. Ennek egyik oka, hogy e másodlagos élőhelyek biztosítják a tájban található mezőgazdasági területek védelmét az áradásokkal szemben, így állandó növényzeti borításuk [eróziójuk elleni védelem okán (lásd Felkai 2006)] és viszonylagos zavartalanságuk (felszántásuk és erdősítésük szigorúan tilos) biztosított. E kedvező tulajdonságaiknak köszönhetően kiemelt fontosságú lenne olyan természetvédelmi és a helyreállítási stratégiáknak a kidolgozása, melyek figyelembe veszik ezeket az élőhelyeket, hogy menedékhelyekként funkcionálhassanak a természetes flóra és fauna számára a tájban.

A töltésoldalak természetvédelmi értékének növelése érdekében kifinomultabb kezelési eljárásokat kellene alkalmazni a töltések növényzetének évi kétszeri kaszálásánál. A hasonló élőhelyek kezelési eljárásainak (kaszálás és legeltetés) időbeli és térbeli elosztása kedvező hatással lehetne a töltésoldalak flórájára és faunájára (vö.: Sallai és mtsai. 2011; Valkó és mtsai. 2012; Vadász és mtsai. 2016), mivel elősegíthetné a növények hosszú távú fennmaradását (Vadász és mtsai. 2016; Moinardeau és mtsai. 2019) és megakadályozhatná a biomassza csökkenését, mely fontos tényező a töltésoldalak eróziójának megelőzése céljából.

A vizsgált töltésoldalak olyan régióban találhatók, melyek erőteljes mezőgazdasági művelés alatt állnak. Az élőhelyspecialista fajok (löszgyepi és mocsárréti fajok) megtelepedése erőteljesen korlátozott, mivel a lehetséges propagulum források a töltésoldalaktól általában nagyon messze és kis kiterjedésű területeken találhatók. Ezért e fajok jól dokumentált aktív betelepítésére lenne szükség ahhoz, hogy a töltésoldalakon életképes populációkat legyenek képesek kialakítani, s a tájbeli fennmaradásuk hosszabb távon is biztosítva legyen. Megoldásként jöhetne szóba a táj természetközeli területeiről származó széna terítése, esetleg a régió flórájának megfelelő összetételű, magkeverékekkel történő vetés (Klimkowska és mtsai. 2010; Török és mtsai. 2010). A két eljárás együttese elősegíthetné a természetközeli élőhelyeken előforduló természetvédelmi szempontból értékes fajok propagulumjainak kellő mennyiségű megjelenését a töltésoldalakon.

Eredményeink alapján kijelenthető, hogy megfelelő természetvédelmi kezelések segítségével a töltésoldalak értékes másodlagos élőhelyei lehetnek a tiszántúli agrártájnak, és a jövőben a mainál is értékesebb menedékhelyekké válhatnak számos faj számára, s fontos ökoszisztéma szolgáltatásokat nyújthatnak a tájban élő ember számára.

6.2. A természetközeli és másodlagos növényzetű töbrök fajmegőrző potenciáljának értékelése

A karsztterületek töbreinek természetvédelmi jelentőségét azon tulajdonságuk adja, hogy képesek akár évezredekig is megőrizni egyes ritka és veszélyeztetett fajok populációit, és így mint aktuális vagy potenciális mikrorefúgiumok vannak jelen a tájban. Vizsgálatunk kimutatta, hogy az ember által előidézett különböző zavarási típusok jelentősen befolyásolják ezen élőhelyeken előforduló növényfajok számát és a növényzet szerkezeti összetételét. Bár az esetek túlnyomó többségében az emberi beavatkozás negatívan befolyásolja a természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú, nedves élőhelyet indikáló és hideg-adaptált fajok előfordulásait, előfordulhat olyan eset is, amikor az emberi beavatkozásnak pozitív hatásai vannak e fajokra. Ezért eltérő természetvédelmi beavatkozások és kezelések lehetnek szükségesek attól függően, hogy milyen típusú zavarásról beszélünk.

Vizsgálataink alátámasztották azon elképzelést, miszerint a töbrök, mint egyedülálló élőhelyszigetek jelennek meg a karsztterületeken (Bátori és mtsai. 2017). Korábbi tanulmányok kiemelték a töbrök jelentős szerepét a természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajok megőrzése kapcsán (lásd pl. IUCN regionális és/vagy globális Vörös Listája által felsorolt fajok). Erre jó példaként szolgálhat a *Biebersteinia orphanidis* (Görögország, Yannitsaros és Constantinidis 1996), a *Cerastium dinaricum* (Szlovénia, Wraber 1995), az északi sárkányfű (*Dracocephalum ruyschiana*, Magyarország és Szerbia, Lazarević és mtsai. 2009), vagy éppen a *Horstrissea dolinicola* (Görögország, Egli és mtsai. 1990). A természetközeli töbrök (Z1) több természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú növényfaj megőrzésére lehetnek képesek, mint a környező platók (Z1R), főként gyepes élőhelyek esetén. Ez abból is adódhat, hogy a töbrök több egymástól jelentősen eltérő szerkezetű mikroélőhelyből (pl. északi és déli kitettséggű oldalak) állnak (Özkan és mtsai. 2010).

A globális felmelegedés egyre hangsúlyosabbá válásával a töbrök szerepe is felértékelődhet a karsztvidékeken előforduló hideg-adaptált fajok megőrzésében, tovább hangsúlyozva ezen élőhelyek mikrorefúgium jellegét (Bátori és mtsai. 2017). Az elterjedési

területük határán előforduló populációk és a reliktum fajok populációinak fennmaradását (mely fajok jelentős többsége vörös-listás és/vagy védett faj, Vojtkó 2001; Růžicka és mtsai. 2016; Bátori és mtsai. 2017) a töbrök sajátos mikroklímával rendelkező oldalai [pl. hidegebb északi kitettségű oldalak és nedvesebb töbrőraljak, melyek hideg levegővel telítettek (Bárány-Kevei 1999)] lehetnek majd képesek biztosítani. Ennek oka, hogy ezen élőhelyeken várhatóan kisebb mértékű hőmérséklet változás lesz tapasztalható a globális felmelegedés során (vö.: Suggitt és mtsai. 2011; Maclean és mtsai. 2017; Greiser és mtsai. 2018).

A makroklíma, a topográfia és a növényzeti borítás olyan jelentős tényezők, melyek befolyásolják a hideg-adaptált fajok előfordulási mintázatait a karsztos területek töbreiben (Favretto és Poldini 1985, Bátori mtsai. 2014a, 2017, Vojtkó mtsai. 2018). A melegebb makroklímájú területeken a hideg-adaptált fajok előfordulása általában a töbrök mélyebb részeire korlátozódik (ahol a mikroklíma hidegebb), valamint a gyepes töbrök több hideg-adaptált fajnak nyújtanak menedéket általában, mint a velük szomszédos erdős töbrök (Bátori és mtsai. 2012, 2017). Jelenlegi vizsgálatunk kimutatta, hogy a legmelegebb makroklímával rendelkező vizsgálati terület (Kras) esetén a természetközeli töbrök (Z1) flórájában négyszer annyi hideg-adaptált faj fordult elő, mint az azokat övező platók (Z1R) növényzetében. Ezzel szemben a leghidegebb makroklímájú vizsgálati terület esetén (erdős területek a Bükkben) a természetközeli töbrök (Z1) és a környező platók (Z1R) növényzetében a hideg-adaptált fajok számában jelentkező különbség elhanyagolható volt. A köztes makroklímájú mecseki természetközeli töbrök és a bükki gyepes töbrök (Z1) esetében köztes értékeket kaptunk. A mecseki összehasonlítás esetén a természetközeli töbrök növényzete 1,5-szer, míg a bükki gyepes töbrök növényzete 2,5-szer annyi hideg-adaptált fajjal rendelkezett, mint a környező referencia platók növényzete (Z1R). E speciális élőhelyek egyedi, a környező területektől jelentősen eltérő környezeti adottságai (pl.: hőmérséklet, páratartalom és talajnedvesség) kulcsfontosságú szerepet töltenek be az egyes, klimatikusan elterjedési határaikon előforduló fajok populációinak megőrzésében (Tan és mtsai. 1997; AntoniĆ és mtsai. 2001; Růžicka és mtsai. 2016; Bátori és mtsai. 2017; Bauer 2018). Eredményeink ezenkívül jól szemléltetik a töbrökhöz hasonló tulajdonságokkal rendelkező, ám azoktól eltérő módon keletkező élőhelyek jelentőségét is, mint például a szurdokok, völgyek és északi kitettségű lejtők. Ezen felszínformák topográfiai jellemzői is képesek lehetnek egész évben stabil mikroklimatikus feltételek kialakítására (Ashcroft és mtsai. 2008; Dobrowski 2010; Lenoir és mtsai. 2017).

Az élőhelyeket ért múltbeli antropogén hatások jelentősen befolyásolták a töbrök fajösszetételét és a bennük fellelhető veszélyeztetett fajok számát. A legtöbb esetben ez a

természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú, hideg-adaptált és nedves élőhelyet indikáló fajok fajszerkezetének csökkenésében nyilvánult meg, mely a tölgyök természetvédelmi értékét csökkentette. Korábbi tanulmányok kimutatták, hogy a klimatikusan változatos élőhelyek rendkívül érzékenyek lehetnek az emberi eredetű zavarásra, s hogy a zavarások után ezen élőhelyek teljes regenerálódása igen lassú folyamat, ami akár sosem következik be. (Stylinski és Allen 1999, Lindenmayer és mtsai. 2017, Breg Valjavec és mtsai. 2018b).

Az olyan erőteljes zavarások, mint az intenzív fakitermelés vagy a siskanádtippan (*Calamagrostis epigejos*) inváziója jelentősen csökkentik a tölgyök hideg-adaptált, nedves élőhelyet indikáló és természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajainak számát. E hatásoknak kitett tölgyök biotikus (pl.: diverzitás csökkenése, ökológiai kapcsolatok jellege) és abiotikus (pl.: besugárzás mennyiségének megváltozása, hőmérséklet változás) jellemzői erőteljesen megváltozhatnak (Somodi és mtsai. 2008; Házi és mtsai. 2011; Kovács és mtsai. 2017; Hu és mtsai. 2018), így a tölgyök mikrorefúgium jellege is veszélybe kerülhet.

Vizsgálataink azt is kimutatták, hogy nem minden esetben jelentkezik az emberi eredetű zavarás negatív hatása a tölgyök fajmegőrző képességére. A Kras területén például nem lehetett statisztikailag szignifikáns különbségeket kimutatni a különböző zavarási csoportokba tartozó tölgyök (Z1, Z2, Z3) növényzetében előforduló hideg-adaptált és nedves élőhelyet indikáló növényfajok számában. E jelenség oka a zavartabb csoportokba tartozó tölgyörszakaszaik korábbi feltöltése lehet, mely egy jóval mélyebb és nedvesebb talajt alakíthatott ki, mint amely a környező platókon bárhol előfordulna. Így e beavatkozás elősegíthette a hideg-adaptált és nedves élőhelyet indikáló fajok gyors visszatelepedését (kevesebb, mint 50 év alatt) e zavartabb élőhelyekre is.

A vizsgált bükki lucos tölgyörszakaszaiban (Z2) több hideg-adaptált és nedves élőhelyet indikáló növényfajt találtunk, mint a terület természetközeli tölgyörszakaszaiban (Z1). A Bükkben igen ritka az olyan lucos tölgy, mely természetvédelmi szempontból bármilyen értéket is képviselne. Többségüket azonos korú faegyedek borítják, melyek erősen szűfertőzöttek, és az aljnövényzetük is gyér. Az általunk vizsgált tölgyörszakaszaiban azonban olyan lucosok borították, melyek alacsony szűfertőzöttséggel bírtak és melyekben magától felújult az erdő. E tölgyök mikroklímája hasonló lehet a lucfenyő természetes élőhelyeinek klímájához (pl. magasabb hegységek klímájához), így a tölgyörszakaszaiban a luc megfelelően képes növekedni és regenerálódni. Emellett a luc alatt az átlagosnál savanyúbb talaj alakulhat ki (Binkley és Valentine 1991; Cruz-Paredes és mtsai. 2019), mely élőhelyet biztosít több olyan acidofrekvens növényfajnak [pl. széles pajzsika (*Dryopteris dilatata*), vagy egyvirágú kiskörtike (*Moneses uniflora*)],

melyek általában a Bükk hegységnél magasabb tengerszint feletti magasságban található területeken fordulnak elő. Az ilyen fajgazdag, montán fajokat őrző, s magától felújuló lucos töbrök közül néhányat érdemes lenne megőrizni a jövőben.

Eredményeink hozzájárulnak a másodlagos élőhelyek fajmegőrző szerepének pontosabb megértéséhez is (vö.: Sutton 1999; Brockerhof és mtsai. 2008), valamint rámutatnak arra is, hogy az egyes zavarási rezsimek és ökoszisztéma jellegek kapcsolatának feltárása kiemelt jelentőségű a regionális fajkészlet sikeresebb megőrzése szempontjából (O'Brien és mtsai. 2018; van de Leemput és mtsai. 2018; Kermavnar és mtsai. 2019).

A természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajok előfordulása legtöbb esetben a hideg-adaptált fajok előfordulásával mutatott hasonló mintázatot, mind a platók és természetközeli növényzetű töbrök (Z1 és Z1R), mind pedig a különböző zavarási csoportok összehasonlítása (Z1, Z2, Z3) esetén. Ennek oka az lehetett, hogy e két növényzeti csoport fajkészlete között jelentős (a természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajok több mint 63%-a hideg-adaptált faj is volt) átfedés figyelhető meg. A vizsgálati területek számos faja veszélyeztetett státuszú a legutóbbi jégkorszak óta tartó folyamatos felmelegedés következtében (vö.: Vojtkó 2001; Király 2009; Bátori és mtsai. 2017).

Az előrejelzések szerint a globális felmelegedés jelentősebb eltolódásokat fog előidézni Európa legjelentősebb növényzeti zónáiban, mely következtében számos hideg-adaptált és nedves élőhelyet indikáló faj tűnhet majd el az alacsonyabb tengerszint feletti magasságú területekről (Walther és mtsai. 2002, Chen és mtsai. 2011; Lamprecht és mtsai. 2018). A töbrök olyan kiemelt mikrorefúgiumok lehetnek, melyek biztosíthatják e fajok fennmaradását, még akkor is, amikor a környező területek már alkalmatlanok számukra a túléléshez (Bátori és mtsai. 2017, Raschmanová és mtsai. 2018). Azonban az emberi zavarások befolyásolhatják a töbrök fizikai környezetét (pl.: mikroklíma, fényviszony és geomorfológia), s jelentős hatással lehetnek ezen élőhelyek fajmegőrző képességére is (pl. más visszatelepülési, csírázási és növekedési feltételeket biztosítanak a fajok számára, vö.: Zenner és Berger 2008). Kimutattuk, hogy a legtöbb emberi zavarási típus (pl. az intenzív erdőgazdálkodás, invázió) csökkenti a töbrök fajmegőrző potenciálját. Így az ilyen jellegű zavarások frekvenciáját minimalizálni kellene, hogy növelhessük a töbrök fajmegőrző képességét. Azonban vannak olyan korábbi emberi eredetű zavarások, melyek mára fajgazdag növényzetű töbröket eredményeztek (pl. idős lucosok a bükki töbrökben), s melyek felszámolása negatívan befolyásolhatja a töbrök természetvédelmi értékét (pl. az idős lucosok kivágása a töbrökből).

A különböző zavarási típusok növényzetre gyakorolt hatásainak alapos vizsgálata elengedhetetlen fontosságú. Ezen vizsgálatok eredményei hozzájárulhatnak, hogy a töbrökkel tarkított karsztos tájak a jövőben, a globális felmelegedés alatt is, értékes refúgiális területként funkcionáljanak. Ehhez megfelelő természetvédelmi kezelési stratégiák kidolgozására van szükség. Például a töbrökben és környékükön található idősebb összefüggő erdőterületek megőrzése, és a nem kívánatos fajok visszaszorítása (pl.: *Calamagrostis epigejos*) elősegíthetik a veszélyeztetett fajok hosszú távú fennmaradását egy melegedő klíma mellett is (Frey és mtsai. 2016). Vizsgálatunk azon álláspontot is alátámasztotta, miszerint szükséges a zavarásra adott növényzeti válaszok és a nem determinisztikus szukcessziós útvonalak beépítése azon modellekbe, melyek a fajok előfordulásának változását vizsgálják a klíma változásának függvényében (Syphard és Franklin 2010, Serra-Diaz és mtsai. 2015).

Kimutattuk, hogy a töbrök élőhelyszigetekként működhetnek a tájban, melyben a hideg-adaptált, nedves élőhelyet indikáló és természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajok hosszú távon is fennmaradhatnak. A töbrök e képességét az emberi eredetű zavarások nagymértékben képesek befolyásolni. Ezen emberi eredetű zavarások általában negatív hatást fejtenek ki a töbrök természetvédelmi értékre és fajmegőrző képességére, ritkán azonban olyan másodlagos élőhelyeket is létrehozhatnak, melyek elősegítik a töbrök biodiverzitást megőrző potenciálját. Ezért a zavarás és a fajösszetétel összefüggésének alapos ismerete szükséges ahhoz, hogy olyan élőhelykezelési eljárásokat dolgozzunk ki, melyekkel a sérülékeny fajok megőrzését elősegíthetjük.

7. Új tudományos eredmények összefoglalása

A töltések növényzetével kapcsolatban új tudományos eredmények tartom:

- A Körös és Maros töltésein kialakult másodlagos élőhelyek kiemelt szerepet játszanak számos mocsárréti és szárazgyepi faj megőrzésében, s megfelelő kezelés mellett fontos menedékhelyként funkcionálhatnak a jövőben is ebben az agrártájban.
- A töltések másodlagos gyepeinek Shannon diverzitása magasabb a természetközeli élőhelyekénél, funkcionális diverzitás tekintetében azonban nem különböznek azoktól, s filogenetikailag jobban csoportosuló taxonokból állnak.
- A töltéseken található növényfajok virágzási periódusa hosszú, így az év nagy részében fontos szerepet játszhatnak az agrártájban előforduló beporzó közösségek számára. A növényzetük magassága alapján feltételezhetjük, hogy a töltések növényzete nagy mennyiségű széna termelésére alkalmas. Így a töltések másodlagos gyepei fontos ökoszisztéma szolgáltatásokat nyújthatnak a tájban élő ember számára.

A töbrök növényzetével kapcsolatban új tudományos eredmények tartom:

- A vizsgált magyarországi és szlovéniai töbrök jelentős fajmegőrző képességgel rendelkeznek, melyek nagyszámú, a környező területeknél hűvösebb és nedvesebb klímát indikáló növényfajt őriznek a jelenlegi klímában.
- A töbröket érintő különböző típusú és erősségű emberi zavarások többsége negatívan érinti a töbrök refúgiális kapacitását, jelentősen csökkentve a töbrökben előforduló, a klímaváltozás miatt veszélyeztetettnek tekinthető növényfajok számát.
- Néhány kivételes esetben a töbröket érintő emberi zavarásnak kedvező hatása is lehet bizonyos taxonok számára, ezért a refúgiumok vizsgálata során nemcsak a területet érintő klímaingadozások mértékét, hanem az emberi zavarások típusát és azok erősségét is figyelembe kell venni.

8. Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani **Dr. Bátori Zoltánnak**, témavezetőmnek, aki erejét és idejét nem sajnálva adta át tudását és segített doktori képzésem során.

Köszönettel tartozom **Dr. Körmöczi László** tanár úrnak is, aki alap és mesterfokú egyetemi képzésem alatt megszeretette velem a botanikát, megismertetett a másodlagos élőhelyek fontosságával, és mint témavezetőm és mentorom kísért végig ezen évek során.

Köszönettel tartozom **Dr. Kelemen Andrásnak**, a statisztikai elemzések során nyújtott segítségéért.

Szeretnék köszönetet mondani a **Szegedi Egyetem Ökológiai Tanszék és a Debreceni Egyetem Ökológiai Tanszék összes olyan munkatársának**, akik segítőkészségükkel és munkájukkal hozzájárultak a doktori értekezésemben szereplő tanulmányok kivitelezéséhez és publikálásához.

Végül, de nem utolsó sorban, szeretnék köszönetet mondani feleségemnek, **Bóni Imolának**, aki végig támaszom és társam volt doktori képzésem folyamán. Illetve **Családomnak**, akik egész életem folyamán támogattak, szerettek és bíztattak, hogy e célokat sikerüljön elérni.

9. Összefoglalás/Summary

Összefoglalás

A másodlagos élőhelyek természetvédelmi értékelése komplex feladat. A töltésoldalakon kialakult másodlagos gyepeken végzett vizsgálatok szerint az egyes élőhelyek természetes változatosságának és természetvédelmi értékének elemzésekor nem elegendő csak a faj alapú metrikákra hagyatkozni. Vizsgálataink során, mind a funkcionális diverzitás, mind pedig a filogenetikai diverzitás elemzésével, feltártunk olyan minőségi különbségeket a természetközeli és másodlagos élőhelyek jellegében, melyek csak a faj alapú elemzések elvégzése esetén rejtve maradtak volna.

Szignifikánsan magasabb diverzitás értékekkel jellemezhető a töltések másodlagos növényzete a tájban előforduló természetközeli élőhelyekhez képest. A diagnosztikus fajok alapján azonban láthatjuk, hogy a töltések növényzetében meghatározó szerep jut az élőhelyközömbös fajoknak (e fajok többsége gyom- vagy idegenhonos fajnak tekinthető a magyar flórában). Az átlagos legközelebbi taxon távolság mérések alapján szignifikánsan alacsonyabb filogenetikai diverzitási értékeket tudtunk kimutatni a töltésoldalak esetén mindkét (töltések félszáraz gyepei – löszgyepek, töltések mocsárrétjei – természetközeli mocsárrétek) összehasonlításban. Az egyes jellegek közösségi súlyozott átlagait használtuk az élőhely környezeti tulajdonságainak és ökoszisztéma szolgáltatásainak vizsgálatára. Azok a fajok, melyek magas fajlagos levélfelülettel rendelkeznek, jobban reagálhatnak a környezeti változásokra, mivel a fotoszintézisük hatékonyabb és gyors növekedésre képesek. E fajok jóval sikeresebbek lehetnek olyan élőhelyeken, ahol a folytonos és erőteljes zavarás következtében az élőhely stabilitása csökken. Erre utalhat szignifikánsan magasabb arányuk a töltésoldalakon, a természetközeli élőhelyekhez viszonyítva. A széna mennyisége gyakran mutat pozitív összefüggést az élőhelyen előforduló növények magasságával, melyből kiindulva megállapíthatjuk, hogy a töltésoldalak másodlagos gyepeiről nagyobb mennyiségű széna termelhető le, mint a természetközeli élőhelyekről. A másodlagos élőhelyeken kialakult, hosszabb virágzási periódus kedvez a táj pollinátor közösségei és pollenfogyasztó rovarjai számára, így elősegítve e (mezőgazdasági szempontból is) kiemelten fontos élőlények fenntartását az agrártájban. Mindemellett az évelő egy- és kétszikűek elterjesztése, melyek erőteljes negatív összefüggést mutattak a töltésoldalak másodlagos gyepeivel, hozzájárulhatna a tájban előforduló pollinátorok és pollenfogyasztók sokszínűségének további növeléséhez.

A legmelegebb makroklímával rendelkező vizsgálati terület (Kras) esetén a természetközeli töbrök flórájában négyszer annyi hideg-adaptált faj fordult elő, mint az azokat övező platók növényzetében. Ezzel szemben a leghidegebb makroklímájú vizsgálati terület esetén (erdős területek a Bükkben) a természetközeli töbrök és a környező platók növényzetében a hideg-adaptált fajok számában jelentkező különbség elhanyagolható volt. A köztes makroklímájú mecseki természetközeli töbrök és a bükki gyepes töbrök esetében köztes értékeket kaptunk. E speciális élőhelyek egyedi, a környező területektől jelentősen eltérő környezeti adottságai (pl.: hőmérséklet, páratartalom és talajnedvesség) kulcsfontosságú szerepet töltenek be az egyes, klimatikusan elterjedési határaikon előforduló fajok populációinak megőrzésében. Az élőhelyeket ért múltbeli antropogén hatások jelentősen befolyásolták a töbrök fajösszetételét és a bennük fellelhető veszélyeztetett fajok számát. A legtöbb esetben ez a természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú, hideg-adaptált és nedves élőhelyet indikáló fajok fajszerkezetének csökkenésében nyilvánult meg, mely a töbrök természetvédelmi értékét csökkentette. Az olyan erőteljes zavarások, mint az intenzív fakitermelés vagy a siskanádtippán (*Calamagrostis epigejos*) inváziója jelentősen csökkenthetik a töbrök hideg-adaptált, nedves élőhelyet indikáló és természetvédelmi szempontból kiemelt fontosságú fajainak számát. Vizsgálataink azonban azt is kimutatták, hogy nem minden esetben jelentkezik az emberi eredetű zavarás negatív hatása a töbrök fajmegőrző képességére.

Eredményeink jól mutatják, hogy a természetes élőhelyek védelme, monitorozása és megfelelő kezelése elsődleges és elengedhetetlen fontosságú feladata kell, hogy legyen a természetvédelmi biológiának, mivel ezen élőhelyek azok, melyek a vizsgálatok többsége alapján a táj legértékesebb és legvesélyeztetettebb fajait őrzik. E területek nélkül megszűnnek azon forrásterületek is, ahonnan az értékes és az adott élőhelyre jellemző fajok képesek lennének vissza- vagy betelepülni a potenciálisan alkalmas másodlagos élőhelyekre. Olyan komplex és egyedi élőhelyek esetén, mint például a töbrök, e megállapítás kiemelten igaz, mivel ezen élőhelyek olyan ritka és veszélyeztetett növény- és állatfajoknak nyújthatnak menedéket, melyek forráspopulációinak elterjedése akár több száz kilométerre is lehet e töbrök populációitól. Így e töbrök erőteljes zavarása a benne található reliktum fajok lokális kihalását is okozhatja.

Jelen vizsgálatok azt is kimutatták, hogy megfelelő kezelések és rekonstrukciós munkálatok mellett egyes másodlagos élőhelyek a természetközeli élőhelyekhez hasonlóan funkcionálhatnak, s jelentős szerepet játszhatnak egyes tájak biodiverzitásának

megőrzésében. A különböző zavarási típusok többféle módon hathatnak egyes élőhelyek növényzeti struktúrájára. Előfordulhatnak olyan élőhely átalakítások, s zavarási formák (pl.: idős lucosokkal borított töbrök), melyek egyes esetekben még a természetközeli élőhelyeknél is kedvezőbb élőhelyet hoznak létre a természetvédelmileg kiemelt fontosságú fajok számára. Így minden esetben fontos lenne azon másodlagos élőhelyek egyenkénti és alapos vizsgálata, melyek más és más zavarás következtében alakultak ki, hogy ki tudjuk mutatni a zavarás tényleges hatásait azok élővilágára. Ezen vizsgálatok alapján az adott élőhellyel kapcsolatos pontos természetvédelmi intézkedések és kezelések meghatározhatók.

Összességében kijelenthető, hogy a legtöbb esetben a természetközeli élőhelyek zavarása az ott előforduló természetes növényzetre nézve negatív hatással bírt. De vannak olyan másodlagos élőhelyek (pl. alföldi agrártájakban), melyek megfelelő kezelések hatására, mint kiemelt jelentőségű fajmegőrző élőhelyek funkcionálhatnak, s melyek jövője szétválaszthatatlanul összefonódik a jelenleg meglévő természetközeli élőhelyek sorsának alakulásával is.

Summary

We can conclude that the assessment of the conservation value of secondary habitats (river dikes and karst depressions in this Thesis) is a complex and challenging task. Comparisons of secondary habitats on dikes and semi-natural vegetation in agricultural landscapes have shown that the assessment of habitat diversity and conservation value cannot be made solely based on species-based indices (e.g., Shannon diversity). In our study, both the functional (Rao's quadratic entropy) and phylogenetic diversity (MNTD) analyses revealed significant differences in the vegetation structure of the compared habitats (secondary dry grasslands of dikes vs. loess steppes, wet grasslands of dikes vs. wet meadows), which would have been omitted if we only use species-based indices.

According to the diagnostic species analyses, generalist species play an especially important role in the grasslands of embankments. Cosmopolitan species, nonindigenous species and weeds could initially colonize these fresh surfaces during the construction of the embankments simultaneously with the sown grasses and other species as founders; therefore, the higher abundances of generalist species on the embankments can be a legacy of this founder effect. Although the high species richness of generalist species significantly increased the Shannon diversity on the embankments; these species did not increase the functional

diversity of the grasslands because of their similar functional traits. Based on the theory of environmental filtering and limiting similarity, the phylogenetically clustered structure of the secondary habitats can be expected, as disturbance may weaken the strength of competition. The mean nearest taxon distance (MNTD) analyses supported this theory, as the values of these indices were lower for the secondary grasslands on embankments than for the seminatural grasslands. It also means that the vulnerability of these secondary grasslands is higher and their resilience is lower against the invasion of alien species. The Shannon diversity indices together with the diagnostic species and the MNTD analyses suggested that the reason for the higher diversity in these secondary grasslands is the higher proportion of generalist species that are functionally and phylogenetically more clustered compared with the species pool of the seminatural grasslands. Species with high specific leaf area (SLA) can respond rapidly to environmental changes (fast plants) because of their high efficiency of photosynthesis and fast growth. Thus, these species can be more successful on the river embankments where environmental conditions are less stable due to human disturbance and periodic management (mowing twice a year) than in their seminatural counterparts. One of the main ecosystem services of grasslands is hay production. Productivity often correlates positively with plant height, therefore the secondary grasslands on the embankments probably supply higher amount of hay compared with the seminatural grasslands. Moreover, the larger mean SLAs in the grasslands on embankments indicate better quality of hay, because grazers prefer species with high nutritional values, which generally positively correlate with SLA. The longer flowering period and the presence of more insect pollinated plants in these secondary grasslands are favourable for the pollinator assemblages and also for the palynivores. This ecosystem service can support the maintenance of insect diversity, and can be beneficial for insect pollinated crop plants.

Dolines have the capacity to maintain the populations of vulnerable plant species and thus may function as safe havens or microrefugia during environmental changes, highlighting their importance for conservation. Historic anthropogenic disturbances had considerable impacts on the species composition and the amount of vulnerable species in dolines. Generally, disturbances reduced the number of species that are cool-adapted, moist-adapted and of high conservation importance, reducing the conservation value of dolines. We found that stronger disturbances that have a significant effect on the vegetation structure, such as intensive logging and invasion by *Calamagrostis epigejos*, can lead to significant declines of cool-adapted, moist-adapted and high-conservation importance plant species in dolines.

Therefore, these disturbances seem to decrease the capacity of dolines to support vulnerable species and their potential to function as long-term microrefugia. This reduction in the conservation value of the dolines could be caused by changes to biotic (e.g., reduced species diversity and altered ecological interactions) and abiotic (e.g., altered light availability, moisture and temperature) characteristics. However, a detrimental impact on species that are cool-adapted, moist-adapted and of high conservation importance was not always observed.

Furthermore, our studies have shown that the preservation, monitoring and proper management of natural habitats should be the primary aim of conservation biology, because these habitats preserve the most vulnerable and valuable species pool of the studied landscape. In addition, if the natural habitats seriously deteriorate, they cannot provide further source populations from where the valuable and habitat-specific species could colonize or settle back to the adequate secondary habitats. These patterns are more emphasized in the case of complex and unique habitats, such as dolines, which provide important microhabitats for a number of unique and rare plant and animal species that are rare or absent in the surrounding landscapes (the main distribution area of these species can be hundreds of kilometres from these local populations). Therefore, stronger disturbances of these unique habitats can cause the local extinction of these valuable populations.

Our analyses also showed that with adequate management practices, some of these secondary habitats could function as valuable refuges and they may play a significant role in the preservation of the landscape-scale biodiversity in the future.

Based on the results, we can conclude that the different disturbance types have different effects on the vegetation structure of the investigated habitats. A detrimental impact on species – that are cool-adapted, moist-adapted and of high conservation importance – was not always observed. For instance, in the Bükk Mts., dolines with old Norway spruce plantations had a higher number of cool-adapted and moist-adapted species than sites with little disturbance. Therefore, careful consideration of the impacts of the various disturbances that have altered habitat structures is required to maximise the resilience of these landscapes to future global warming.

Although anthropogenic disturbances (e.g. forestry activity and plant invasion) generally decrease the conservation value of habitats, they can also increase the number of valuable species. Therefore, a thorough understanding of the relationships between disturbances, the structure of secondary habitats and species composition is necessary to successfully manage landscapes for the persistence of vulnerable species in the future.

10. Irodalomjegyzék

- Ashcroft M.B. (2010): Identifying refugia from climate change. *Journal of Biogeography* **37**: 1407–1413.
- Bacsó N., Zólyomi B. (1934): Mikroklíma és növényzet a Bükk-fennsíkon. *Az Időjárás* **38**: 177–196.
- Baessler C., Klotz S. (2006): Effects of changes in agricultural land-use on landscape structure and arable weed vegetation over the last 50 years. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **115**: 43–50.
- Barak R., Williams E.W., Hipp A. L., Bowles M.L., Carr G.M., Sherman R., Larkin D.J. (2017): Restored tallgrass prairies have reduced phylogenetic diversity compared with remnants. *Journal of Applied Ecology* **54**: 1080–1090.
- Bárány-Kevei I (1999): Microclimate of karstic dolines. *Acta Climatol Univ Szegediensis* **32-33**: 19–27.
- Bastian O., Bernhardt A. (1993): Anthropogenic landscape changes in Central Europe and the role of bioindication. *Landscape Ecology* **8**: 139–151.
- Bates D., Maechler M., Bolker B. (2015): lme4: linear mixedeffects models using S4 classes. R package version 0.999999-2. <http://cran.r-project.org/package=lme4>
- Bátori Z. (2012): Flóra, vegetációszerkezet és ökológiai viszonyok a Mecsek hegység dolináiban. Doktori (PhD) értekezés, Pécs.
- Bátori Z., Csiky J., Erdős L., Morschhauser T., Török P., Körmöczy L. (2009): Vegetation of the dolines in Mecsek mountains (South Hungary) in relation to the local plant communities. *Acta Carsologica* **38**: 237–252.
- Bátori Z., Csiky J., Farkas T., Vojtkó A., Erdős L., Kovács D., Wirth T., Körmöczy L., Vojtkó A. (2014): The conservation value of karst dolines for vascular plants in woodland habitats of Hungary: refugia and climate change. *International Journal of Speleology* **43**: 15–26.

- Bátori Z., Gallé R., Erdős L., Körmöczi L. (2011): Ecological conditions, flora and vegetation of a large doline in the Mecsek Mountains (South Hungary). *Acta Botanica Croatica* **70**: 147–155.
- Bátori Z., Körmöczi L., Erdős L., Zalatnai M., Csiky J. (2012): Importance of karst sinkholes in preserving relict, mountain and wet woodland plant species under sub-Mediterranean climate: a case study from southern Hungary. *Journal of Cave and Karst Studies* **74**: 127–144.
- Bátori Z., Körmöczi L., Zalatnai M., Erdős L., Ódor P., Tölgyesi Cs., Margóczi K., Torma A., Gallé R., Cseh V., Török P. (2016): River dikes in agricultural landscapes: The importance of secondary habitats in maintaining landscape-scale diversity. *Wetlands* **36**: 251–264.
- Bátori Z., Vojtkó A., Farkas T., Szabó A., Havadtői K., Vojtkó E.A., Tölgyesi C., Cseh V., Erdős L., Keppel G. (2017): Large- and small-scale environmental factors drive distributions of cool-adapted plants in karstic microrefugia. *Annals of Botany* **119**: 301–309.
- Bátori Z., Vojtkó A., Keppel G., Lőrinczi G., Farkas T., Kántor N., Tanács E., Kiss P.J., Juhász O., Módra G., Tölgyesi C., Erdős L., Aguilon J.D., Maák I.E. (2019): Karst dolines provide potential multi-phyla microrefugia from opposing climatic trends. *Scientific Reports* **9**: 7176.
- Bellamy P.E., Shore R.F., Ardeshtir D., Treweek J.R., Sparks T.H., (2000): Road verges as habitat for small mammals in Britain. *Mammal Review* **30**: 131–139.
- Berbet M.L.C., Costa M.H. (2003): Climate change after tropical deforestation: seasonal variability of surface albedo and its effects on precipitation change. *Journal of Climate* **16**: 2099–2104
- Borhidi A. (1961): Klimadiagramme und Klimazonale Karte Ungarns. *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös Nominatae. Sectio Biologica* **4**: 21–50.
- Borhidi A. (1995): Social behaviour types, the naturalness and relative ecological indicator values of the higher plants in the Hungarian flora. *Acta Botanica Hungarica* **39**: 97–181.
- Bölöni J., Molnár Zs., Kun A. (2011): Magyarország élőhelyei. A hazai vegetációtípusok leírása és határozója. ÁNER 2011. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Vácrátót.

- Breg Valjavec M. (2014): Study of filled dolines by using 3D stereo image processing and electrical resistivity imaging. *International Journal of Speleology* **43**: 57–68.
- Breg Valjavec M., Zorn M., Čarni A. (2018a): Human- induced land degradation and biodiversity of Classical Karst landscape: On the example of enclosed karst depressions (dolines). *Land Degradation and Development* **29**: 3823–3835.
- Breg Valjavec M., Zorn M., Čarni A. (2018b): Bioindication of human-induced soil degradation in enclosed karst depressions (dolines) using Ellenberg indicator values (Classical Karst, Slovenia). *Science of the Total Environment* **640-641**: 117–126.
- Brullo S., Giusso del Galdo G. (2001): *Astracantha dolinicola* (Fabaceae): a new species from Crete. *Nordic Journal of Botany* **21**: 475–480.
- Bullock J.M., Franklin J., Stevenson M.J., Silvertown J., Coulson S.J., Gregory S.J., Tofts R. (2001): A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology* **38**: 253–267.
- Carreck N.L., Williams I.H. (2002): Food for insect pollinators on farmland: insect visits to flowers of annual seed mixtures. *Journal of Insect Conservation* **6**: 13–23.
- Carvell C., Westrich P., Meek W.R., Pywell R.F., Nowakowski M. (2006): Assessing the value of annual and perennial forage mixtures for bumblebees by direct observation and pollen analysis. *Apidologie* **37**: 326 – 340.
- Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát Z. (2002): Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *Journal of Vegetation Science* **13**: 79–90.
- Corbit M., Marks P. L., Gardescu S., (1999): Hedgerows as habitat corridors for forest herbs in central New York, USA. *Journal of Ecology* **87**: 220–232.
- Czúcz B., Molnár Z., Horváth F., Botta-Dukát Z. (2008): The Natural Capital Index of Hungary. *Acta Botanica Hungarica* **50**: 161–177.
- Dahl E. (1946): On different types of unglaciated areas during the ice ages and their significance to phytogeography. *New Phytologist* **45**: 225–242.
- De Waele J., (2009): Evaluating disturbance on mediterranean karst areas: the example of Sardinia (Italy). *Environmental Geology* **58**: 239–255.

- Deák B., Tóthmérész B., Valkó O., Sudnik-Wójcikowska B., Moysiyenko I. I., Bragina M.T., Apostolova I., Dembicz I., Bykov I.N., Török P. (2016): Cultural monuments and nature conservation: a review of the role of kurgans in the conservation and restoration of steppe vegetation. *Biodiversity and Conservation* **25**: 2473–2490.
- Díaz S., Cabido M. (2001): Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* **16**: 646–655.
- Dinnage R., (2009): Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system. *PLOS One* **4**: 7071.
- Dobrowski S.Z. (2010): A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology* **17**: 1022–1035.
- Dövényi Z. (ed) (2010): Magyarország kistájainak katasztere. MTA Földrajztudományi Kutatóintézet, Budapest.
- Durka W., Michalski G.S. (2012): Daphne: a dated phylogeny of a large European flora for phylogenetically informed ecological analyses. *Ecology* **93**: 2297.
- Egler F.E. (1954): Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* **4**: 412–417.
- Egli B.R. (1991): The special flora, ecological and edaphic conditions of dolines in the mountain of Crete. *Botanika Chronika* **10**: 325–335.
- Erdős L., Gallé R., Bátori Z., Papp M., Körmöczi L. (2011): Properties of shrubforest edges: a case study from South Hungary. *Central European Journal of Biology* **6**: 639–658.
- Felkai B.O. (2006): Gyepborítású árvízvédelmi földgátak ökonómiai kérdései. Doktori disszertáció. Szent István Egyetem, Gödöllő.
- Feranec J., Hazeu G., Christensen S., Jaffrain G. (2007): Corine land cover change detection in Europe (case studies of the Netherlands and Slovakia). *Land Use Policy* **24**: 234–247.
- Futó J. (1962): Mikroklimatikus mérések a Nagymezőn. *Földrajzi Értesítő* **11**: 487–498.
- Gallé L., Margóczy K., Kovács É., Györffy G., Körmöczi L., Németh L. (1995): River valleys: Are they ecological corridors? *Tiscia* **29**: 53–58.

- Gentili R., Baroni C., Caccianiga M., Armiraglio S., Ghiani A., Citterio S. (2015): Potential warm-stage microrefugia for alpine plants: feedback between geomorphological and biological processes. *Ecological Complexity* **21**: 87–99.
- Gibb H., Sanders N.J., Dunn R.R., Arnan X., Vasconcelos H.L., Donoso D.A., Andersen A.N., Silva R.R., Bishop T.R., Gomez C., Grossman B.F., Yusah K.M., Luke S.H., Pacheco R., Pearce-Duvet J., Retana J., Tista M., Parr C.L. (2018): Habitat disturbance selects against both small and large species across varying climates. *Ecography* **41**: 1184–1193.
- Greiser C., Meineri E., Luoto M., Ehrlén J., Hylander K. (2018) Monthly microclimate models in a managed boreal forest landscape. *Agricultural and Forest Meteorology* **250-251**: 147–158.
- Grime J.P. (1998): Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* **86**: 902–910.
- Guariguata M.R., Ostertag R. (2001): Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* **148**: 185–206.
- Haslam S.M. (2008): The riverscape and the river. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hautier Y., Tilman D., Isbell F., Seabloom W.E., Borer T.E., Reich B.P. (2015): Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science* **348**: 336–340.
- Helmus M.R., Keller W., Paterson M.J., Yan N.D., Cannon C.H., Rusak J.A. (2010): Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. *Ecology Letters* **13**: 162–174.
- Hobbs R.J. (1993): Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australian wheatbelt. *Biological Conservation* **64**: 193–201.
- Horvat I. (1953): Vegetacija ponikava (Die Vegetation der Karstdolinen). *Geografski glasnik* **14-15**: 1–25.

- Hölzel N., Haub C., Ingelfinger M.P., Otte A., Pilipenko V.N. (2002): The return of the steppe large-scale restoration of degraded land in southern Russia during the post-Soviet era. *Journal for Nature Conservation* **10**: 75–85.
- Hylander K., Ehrlén J., Luoto M., Meineri E. (2015): Microrefugia: not for everyone. *Ambio* **44**: 60–68.
- Iatroú G., Fournaraki C. (2006): *Horstrissea dolinicola* (errata version published in 2016). The IUCN Red List of Threatened Species 2006. Internet: <http://www.iucnredlist.org/details/61613/0> (14. 5. 2018).
- Illyés Es., Bölöni J. (szerk.) (2007): Lejtősztyepek, löszgyepek és erdőssztyeprétek Magyarországon. MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézete, Budapest.
- Jian X.M., Shui W., Wang Y.N., Wang G.F., Chen Y.P., Jiang C., Xiang Z.Y. (2018): Species diversity and stability of grassland plant community in heavily-degraded karst tiankeng: A case study of Zhanyi Tiankeng in Yunnan, China. *Acta Ecologica Sinica* **38**: 4704–4714.
- Kádár Z., (1975): Landscapes, zones and their regional energy. *Acta Geographica Ac Geologica Et Meteorologica Debrecina* **13**: 35–80.
- Kamp J., Urazaliev R., Donald P.F., Hölzel N. (2011): Post-Soviet agricultural change predicts future declines after recent recovery in Eurasian steppe bird populations. *Biological Conservation* **144**: 2607–2614.
- Kelemen A., Tóthmérész B., Valkó O., Miglécz T., Deák B., Török P. (2017): Old-field succession revisited – New aspects revealed by trait-based analyses of perennial-crop-mediated succession. *Ecology and Evolution* **7**: 2432–2440.
- Kelemen A., Valkó O., Kröel-Dulay G., Deák B., Török P., Tóth K., Miglécz T., Tóthmérész B. (2016): The invasion of common milkweed (*Asclepias syriaca* L.) in sandy old-fields – Is it a threat to the native flora? *Applied Vegetation Science* **19**: 218–224.
- Kembel S.W., Cowan P.D., Helmus M.R., Cornwell W.K., Morlon H., Ackerly D.D., Blomberg S.P., Webb C.O. (2010): Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics* **26**: 1463–1464.

- Kemencei Z., Farkas R., Páll-Gergely B., Vilisics F., Nagy A., Hornung E. (2014): Microhabitat associations of land snails in forested dolinas: implications for coarse filter conservation. *Community Ecology* **15**: 180–186.
- Keppel G., Mokany K., Wardell-Johnson G.W., Phillips B.L., Welbergen J.A., Reside A.E. (2015): The capacity of refugia for conservation planning under climate change. *Frontiers in Ecology and the Environment* **13**: 106–112.
- Keppel G., Van Niel K.P., Wardell-Johnson G.W., Yates C.J., Byrne M., Mucina L., Schut A. G.T., Hopper S.D., Franklin S.E. (2012): Refugia: identifying understanding safe havens for biodiversity under climate change. *Global Ecology and Biogeography* **21**: 393–404.
- Kiss P.J., Hováth B. (2017): A Maros folyó töltései a relatív ökológiai indikátorértékek és a szociális magatartási típusok tükrében. *Gyepgazdálkodási Közlemények* **15**: 29–37.
- Klimkowska A., Kotowski W., Van Diggelen R., Grootjans A.P., Dzierża P. Brzezińska K. (2010): Vegetation re-development after fen meadow restoration by topsoil removal and hay transfer. *Restoration Ecology* **18**: 924–933.
- Kováč L., Parimuchová A., Miklisová D. (2016): Distributional patterns of cave Collembola (Hexapoda) in association with habitat conditions, geography and subterranean refugia in the Western Carpathians. *Biological Journal of the Linnean Society* **119**: 571–592.
- Kovačič G., Ravbar N. (2013): Analysis of human induced changes in a karst landscape – the filling of dolines in the Kras plateau, Slovenia. *Science of the Total Environment* **447**: 143–151.
- Kun A. (2001): Analysis of precipitation year types and their regional frequency distributions in the Danube-Tisza Mid region, Hungary. *Acta Botanica Hungarica* **43**: 175–187.
- Láníková D, Lososová Z (2009): Rocks and walls: natural versus secondary habitats. *Folia Geobotanica* **44**: 263–280.
- Le Viol I., Mocq J., Julliard R., Kerbiriou C., (2009): The contribution of motorway stormwater retention ponds to the biodiversity of aquatic macroinvertebrates. *Biological Conservation* **142**: 3163–3171.

- Lehmann A. (1970): Tarvágás által okozott ökológiai változások az abaligeti karszton. *Pécsi Műszaki Szemle* **25**: 15–21.
- Liebrand C. I. J. M., Sykora K. V. (1996): Restoration of seminatural, speciesrich grasslands on river dikes after reconstruction. *Ecological Engineering* **7**: 315–326.
- Maheu-Giroux M., de Blois S., (2007): Landscape ecology of *Phragmites australis* invasion in networks of linear wetlands. *Landscape Ecology* **22**: 285–301.
- Maltby E., Blackwell M.S.A. (2005): Managing riverine environments in the context of new water policy in Europe. *International Journal of River Basin Management* **3**: 133–141.
- Mishra B.P., Tripathi O.P., Tripathi R.S., Pandey H.N. (2004): Effects of anthropogenic disturbance on plant diversity and community structure of a sacred grove in Meghalaya, northeast India. *Biodiversity and Conservation* **13**: 421–436.
- Mladek J., Mládková P., Hejčmanová P., Dvorský M., Pavlu V., de Bello F., Duchoslav M., Hejčman M., Pakeman R. (2013): Plant trait assembly affects superiority of Grazer's foraging strategies in species-rich grasslands. *PLOS One* **8**: 69800.
- Moinardeau C., Mesléard F., Ramone H., Dutoit T. (2019): Short-term effects on diversity and biomass on grasslands from artificial dykes under grazing and mowing treatments. *Environmental Conservation* **46**: 132–139.
- Molnár Z., Biró M., Bartha S., Fekete G. (2012): Past trends, present state and future prospects of Hungarian forest-steppes. In: Werger, MJA, van Staalduinen, MA (szerk.): Eurasian Steppes. Ecological problems and livelihoods in a changing world. Springer, Dordrecht, Heidelberg, New York, London, pp. 209–252.
- Moretto A.S., Distel R.A. (1997): Competitive interactions between palatable and unpalatable grasses native to a temperate semi-arid grassland of Argentina. *Plant Ecology* **130**: 155–161.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson L.G., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H. (2016): vegan: Community Ecology Package. R package version 2.3-5. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

- Parise M., Pascali V. (2003): Surface and subsurface environmental degradation in the karst of Apulia (southern Italy). *Environmental Geology* **44**: 247–256.
- Petchey O.L., Gaston K.J. (2006): Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741–758.
- Pimm L.S., Russell J.G., Gittleman L.J., Brooks M.T. (1995): The future of biodiversity. *Science* **21**: 347–350.
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, R Core Team (2020). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-148, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Polli S. (1961): Il clima delle doline del Carso triestino. *Atti del XVIII Congresso Geografico Italiano*: 1–9.
- Polli S. (1984): Guida naturalistica alla Conca di Percedol, Il clima (Carso triestino). *Villaggio del Fanciullo*: 9–22.
- Priess J. A., de Koning G. H. J., Veldkamp A. (2001): Assessment of interactions between land use change and carbon and nutrient fluxes in Ecuador. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **85**: 269–279.
- R Core Team (2018): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Redžić S., Barudanović S., Trakić S. & Kulijer D. (2011): Vascular plant biodiversity richness and endemo-relictness of the karst mountains Prenj, Čvrstica and Čabulja in Bosnia and Herzegovina (W. Balkan). *Acta Carsologica* **40**: 527–555.
- Reisch C. (2008): Glacial history of *Saxifraga paniculata* (Saxifragaceae): molecular biogeography of a disjunct arctic-alpine species from Europe and North America. *Biological Journal of the Linnean Society* **93**: 385–398.
- Rull V. (2009): Microrefugia. *Journal of Biogeography* **36**: 481–484.
- Saikh H., Varadachari C., Ghosh K. (1998): Changes in carbon, nitrogen and phosphorus levels due to deforestation and cultivation: A case study in Simlipal National Park, India. *Plant and Soil* **198**: 137–145.

- Sala O.E. (1995): Human induced perturbations on biodiversity. In: Mooney H.A., Lubchenco J., Dirzo R., Sala O.E. (szerk). *Global Biodiversity Assessment, Section 5*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp: 318–323.
- Sallai A., Harcsa M., Szemán L., Percze A. (2011): Árvízvédelmi földgátak legeltetési és kaszálási hasznosításának értékelése. *Tájökológiai Lapok* **9**: 275–284.
- Schleuter D., Daufresne M., Massol F., Argillier C. (2010): A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs* **80**: 469–484.
- Serra-Diaz J.M., Scheller R.M., Syphard A.D., Franklin J. (2015): Disturbance and climate microrefugia mediate tree range shifts during climate change. *Landscape Ecology* **30**: 1039–1053.
- Somodi I., Virágh K., Podani J. (2008): The effect of the expansion of the clonal grass *Calamagrostis epigejos* on the species turnover of a semiarid grassland. *Applied Vegetation Science* **11**: 187–192.
- Soó R. (1960): Az Alföld erdői. In: Magyar P. (szerk.) *Alföldfásítás I*. Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 419–478.
- Stančič L., Repe B. (2018): Post-fire succession: Selected examples from the Karst region, southwest Slovenia. *Acta geographica Slovenica* **58**: 27–38.
- Stewart J.R., Lister A.M., Barnes I., Dalén L. (2010): Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society B* **277**: 661–671.
- Sudnik-Wójcikowska B., Moysiienko I.I., Zachwatowicz M., Jabłońska E. (2011): The value and need for protection of kurgan flora in the anthropogenic landscape of steppe zone in Ukraine. *Plant Biosystems* **145**: 638–653.
- Theoharides K.A., Dukes J.S. (2007): Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist* **176**: 256–273.
- Tichý L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. *Journal of Vegetation Science* **13**: 451–453.

- Timmermann T, Margóczy K, Takács G, Vegelin K (2006): Restoration of peat-forming vegetation by rewetting species-poor fen grasslands. *Applied Vegetation Science* **9**: 241–250.
- Tittensor D., Walpole M., Hill S., Boyce D., Britten G., ... Ye Y. (2014). A mid-term analysis of progress toward international biodiversity targets. *Science* **346**: 241–244.
- Tóth A. (1997): A közép-tiszavidéki táj gyökeres megváltozása a folyószabályozási munkálatok nyomán. In: Fülek Gy (szerk.) A táj változásai a honfoglalás óta Kárpát-medencében. GATE MSZKI, Gödöllő, pp. 347–353.
- Török P., Deák B., Vida E., Valkó O., Lengyel S., Tóthmérész B., (2010): Restoring grassland biodiversity: Sowing low-diversity seed mixtures can lead to rapid favourable changes. *Biological Conservation* **143**: 806–812.
- Turley N. E., Brudvig L. A. (2016): Agricultural land- use history causes persistent loss of plant phylogenetic diversity. *Ecology* **97**: 2240–2247.
- Vadász C., Máté A., Kun R., Vadász-Besnyői V. (2016): Quantifying the diversifying potential of conservation management systems: An evidence-based conceptual model for managing species-rich grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **234**: 134–141.
- Valkó O., Török P., Matus G., Tóthmérész B. (2012): Is regular mowing the most appropriate and cost-effective management maintaining diversity and biomass of target forbs in mountain hay meadows? *Flora* **207**: 303–309.
- Van Dessel W., Van Rompaey A., Poelmans L., Szilassi P., Jordan G., Csillag G. (2009): Predicting land cover changes and their impact on the sediment influx in the Lake Balaton catchment. *Landscape Ecology* **23**: 645–656.
- Varga K., Dévai G., Tóthmérész B. (2013): Land use history of a floodplain area during the last 200 years in the Upper-Tisza region (Hungary). *Regional Environmental Change* **13**: 1109–1118.
- Varga Z. (1992): Biogeographical and ecological background with special reference to lowland habitats. In: Fésüs I., Márkus F., Szabó I., Tölgyesi I., Varga Z., Vermes L. (szerk.). Interaction between agriculture and environment in Hungary. IUCN, Budapest, pp. 20–52.

- Veress M. (2004): A karszt. BDF Természetföldrajzi tanszék, Szombathely.
- Vilisics F., Sólymos P., Nagy A., Farkas R., Kemencei Z., Hornung E. (2011): Small scale gradient effects on isopods (Crustacea: Oniscidea) in karstic sinkholes. *Biologia* **66**: 499–505.
- Vitousek M.P. (1994): Beyond global warming: Ecology and Global Change. *Ecology* **75**: 1861–1876
- Wagner R. (1963): Der Tagesgang der Lufttemperatur einer Doline im Bükk-Gebirge. *Acta Climatológica Universitatis Szegediensis* **2-3**: 49–79.
- Wei T., Simko V. (2017) : R package "corrplot": Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84). <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Weierher E., van der Werf A., Thompson K., Roderick M., Garnier E., Eriksson O. (1999): Challenging Theophrastus. A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* **10**: 609–620.
- Westoby M. (1998): A leaf–height–seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**: 213–227.
- White W.B., Culver D.C., Herman J.S., Kane T.C., Mylroie J.E. (1995): Karst Lands. The dissolution of carbonate rock produces unique landscapes and poses significant hydrological and environmental concerns. *American Scientist* **83**: 450–459.
- Whiteman C.D., Haiden T., Pospichal B., Eisenbach S., Steinacker R. (2004): Minimum temperatures, diurnal temperature ranges, and temperature inversion in limestone sinkholes of different sizes and shapes. *Journal of Applied Meteorology* **43**: 1224–1236.
- Zólyomi B. (1989): Magyarország természetes növénytakarója. In: Pécsi M (szerk.) Nemzeti Atlasz. Kartográfia Vállalat, Budapest.
- Zólyomi B., Fekete G. (1994): The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. *Abstracta Botanica* **18**: 29–41.

link 1: <https://mkogy.jogtar.hu> (2019.07.23)

link 2: <https://www.met.hu/> (2019.09.20)

link 3: http://www.barlang.hu/pages/tvtanf/Mo_barlangjai.htm (2019.09.21)

link 4: <http://www.theplantlist.org> (2019.02.19)

link 5: <http://www.en.climate-data.org> (2019.02.20)

link 6: <http://www.pisrs.si> (2019.02.15)

A disszertáció témájához kapcsolódó saját publikációk

- Bátori Z.*, **Kiss P. J.***, Tölgyesi Cs., Deák B., Valkó O., Török P., Erdős L., Tóthmérész B., Kelemen A. (2020): River embankments mitigate the loss of grassland biodiversity in agricultural landscapes. *River Research and Applications* **36**: 1160-1170. IF: 1,916 (Q1)
- Bátori Z., Vojtkó A., Keppel G., Tölgyesi Cs., Čarni A., Zorn M., Farkas T., Erdős L., **Kiss P. J.**, Módra G., Breg Valjavec M. (2020): Anthropogenic disturbances alter the conservation value of karst dolines. *Biodiversity and Conservation* **29**: 503-525. IF: 2,935 (Q1)
- Kiss P. J.**, Tölgyesi Cs., Bóni I., Erdős L., Vojtkó A., Maák I. E., Bátori Z. (2020): The effects of intensive logging on the capacity of karst dolines to provide potential microrefugia for cool-adapted plants. *Acta geographica Slovenica* **60**: 37-48. IF: 1,341 (Q2)

Egyéb publikációk

- Aguilon D. J., Vojtkó A., Tölgyesi Cs., Erdős L., **Kiss P. J.**, Lőrinczi G., Juhász O., Frei K., Bátori Z. (2020): Karst environments and disturbance: evaluation of the effects of human activity on grassland and forest naturalness in dolines. *Biologia*, 10.2478/s11756-020-00518-7. IF: 0,811 (Q3)
- Bátori Z., Erdős L., Kelemen A., Deák B., Valkó O., Gallé R., Bragina T. M., **Kiss P. J.**, Kröel-Dulay G., Tölgyesi C. (2018): Diversity patterns in sandy forest-steppes: a comparative study from the western and central Palearctic. *Biodiversity and Conservation* **27**: 1011-1030. IF: 3,142 (Q1)
- Bátori Z., Vojtkó A., Maák I., Lőrinczi G., Farkas T., Kántor N., Tanács E., **Kiss P. J.**, Juhász O., Módra G., Tölgyesi Cs., Erdős L., Aguilon D. J., Keppel G. (2019): Karst dolines provide diverse microhabitats for different functional groups in multiple phyla. *Scientific Reports* **9**: 7176. IF: 3,998 (D1)
- Deák B., Rádai Z., Lukács K., Kelemen A., Kiss R., Bátori Z., **Kiss P. J.**, Valkó O. (2020): Fragmented dry grasslands preserve unique components of plant species and phylogenetic

diversity in agricultural landscapes. *Biodiversity and Conservation*. DOI: 10.1007/s10531-020-02066-7. IF: 2,935 (Q1)

Erdős L., Kröel-Dulay G., Bátori Z., Kovács B., Németh C., **Kiss P. J.**, Tölgyesi C. (2018): Habitat heterogeneity as a key to high conservation value in forest-grassland mosaics. *Biological Conservation* **226**: 72-80. IF: 4,451 (D1)

Erdős L., Török P., Szitár K., Bátori Z., Tölgyesi Cs., **Kiss P. J.**, Bede-Fazekas Á., Kröel-Dulay Gy. (2020): Beyond the forest-grassland dichotomy: the gradient-like organization of habitats in forest-steppes. *Frontiers in Plant Science* **11**: 236. IF: 4,402 (D1)

Juhász O., Bátori Z., Trigoso-Peral G., Lőrinczi G., Módra G., Bóni I., **Kiss P. J.**, Aguilon D. J., Tenyér A., Maák I. (2020): Large- and small-scale environmental factors drive distributions of ant mound size across a latitudinal gradient. *Insects* **11**: 350. IF: 2,220 (Q1)

Juhász O., Fürjes-Mikó Á., Tenyér A., Somogyi A. Á., Aguilon D. J., **Kiss P. J.**, Bátori Z., Maák I. (2020) Consequences of Climate Change-Induced Habitat Conversions on Red Wood Ants in a Central European Mountain: A Case Study. *Animals* **10**: 1677. IF: 2,323 (Q1)

Kiss P. J., Horváth B. (2017) A Maros folyó töltései a relatív ökológiai indikátorértékek és a szociális magatartási típusok tükrében. *Gyepgazdálkodási Közlemények* **15**: 29-37.

Kumulatív IF: 30,48